

Série A, n° 133.

N° d'ordre 155.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS
POUR OBTENIR

le titre de Docteur de l'Université

PAR

Henry LEENHARDT

PREMIÈRE THÈSE

Quelques études sur "Gryphea angulata"

(Huître du Portugal)

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues le 1926 devant la Commission d'examen

MM. RABAUD, Président

HÉROUARD }
F. PICARD } Assesseurs



PARIS

ED. BLONDEL LA ROUGERY, ÉDITEUR

7, RUE SAINT-LAZARE

—
1926

Série A, n° 133.

N° d'ordre 155.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

le titre de Docteur de l'Université

PAR

Henry LEENHARDT

PREMIÈRE THÈSE

Quelques études sur "Gryphea angulata"

(Huître du Portugal)

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues le 11 MAR 1926 devant la Commission d'examen

MM. RABAUD, Président

HÉROUARD }
F. PICARD } Assesseurs



PARIS

ED. BLONDEL LA ROUGERY, ÉDITEUR

7, RUE SAINT-LAZARE

—
1926

A MON CHER MAITRE

LE PROFESSEUR JOUBIN

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFONDE GRATITUDE

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

<i>Doyen</i>	M. MOLLIARD, <i>Professeur</i> . Physiologie végétale.
<i>Doyen honoraire</i>	P. APPELL.
	P. PUISEUX.
	V. BOUSSINESQ.
<i>Professeurs honoraires</i> ..	A. JOANNIS.
	H. LE CHATELIER.
	H. LEBESGUE.
	A. FERNBACH.
	Emile PICARD..... Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	G. KÖNIGS..... Mécanique physique et expérimentale.
	E. GOURSAT..... Calcul différentiel et calcul intégral.
	P. JANET..... Electrotechnique générale.
	F. WALLERANT.... Minéralogie.
	H. ANDOYER..... Astronomie.
	P. PAINLEVÉ..... Mécanique analytique et mécanique céleste.
	E. HAUG..... Géologie.
	Gabriel BERTRAND . Chimie biologique.
	Mme P. CURIE..... Physique générale et radioactivité.
	M. CAULLERY..... Zoologie (Évolution des êtres organisés).
	C. CHABRIÉ..... Chimie appliquée.
	G. URBAIN..... Chimie minérale.
	Emile BOREL..... Calcul des probabilités et Physique mathém.
	L. MARCHIS..... Aviation.
	Jean PERRIN..... Chimie physique.
	H. ABRAHAM..... Physique.
	E. CARTAN..... Géométrie supérieure.
	L. LAPICQUE..... Physiologie générale.
	E. VESSIOT..... Théorie des groupes et calcul des variations.
	A. COTTON..... Physique générale.
	J. DRACH..... Application de l'analyse à la géométrie.
	Charles FABRY..... Physique.
	Charles PÉREZ..... Zoologie.
	A. LEDUC..... Physique théorique et physique céleste.
<i>Professeurs</i>	Léon BERTRAND... Géologie appliquée et géologie régionale.
	R. LESPIEAU..... Théories chimiques.
	E. RABAUD..... Biologie expérimentale.
	P. PORTIER..... Physiologie comparée.
	É. BLAISE..... Chimie organique.
	P.-A. DANGEARD... Botanique.
	C. MAURAIN..... Physique du globe.
	P. MONTEL..... Mécanique rationnelle.
	P. WINTREBERT... Anatomie et histologie comparées.
	O. DUBOSCQ..... Biologie maritime.
	M. TIFFENEAU..... Chimie (Enseignement P. C. N.).
	G. JULIA..... Mathématiques générales.
	N..... Géographie physique.
	N..... Chimie générale.
	E. HÉROUARD..... Zoologie.
	Rémy PERRIER..... Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	G. SAGNAC..... Physique théorique et physique céleste.
	E. PÉCHARD..... Chimie (Enseignement P. C. N.).
	V. AUGER..... Chimie analytique.
	M. GUICHARD..... Chimie minérale.
	A. GUILLET..... Physique.
	C. MAUGUIN..... Minéralogie.
	L. BLARINGHEM... Botanique.
	A. MICHEL-LÉVY... Pétrographie.
	A. DEREIMS..... Géologie.
	R. DONGIER..... Physique du globe.
<i>Secrétaire</i>	Daniel TOMBECK.

Quelques études sur « *Gryphea Angulata* »

(Huître du Portugal)

PAR

HENRY LEENHARDT

Par ce travail, j'ai tenté de compléter et d'approfondir les connaissances que nous avons sur l'organisation d'un Mollusque Lamellibranche de plus en plus répandu sur les côtes de France.

L'intérêt scientifique d'une telle étude se double d'un intérêt pratique, car *Gryphea* est un bivalve comestible dont la culture est l'objet d'une importante industrie sur tout le littoral atlantique français placé au midi de la Vilaine.

Dans ces régions l'industrie de l'« Huître portugaise » est devenue très intense depuis cinq à six ans, en raison de la disparition du genre *Ostrea*, gravement décimé par une épizootie mystérieuse et éprouvé par des conditions hydrobiologiques peu favorables à sa reproduction.

Dans les pages qui suivent, j'ai évité autant que possible de répéter les résultats acquis par les recherches antérieures. Un grand nombre de caractères généraux et de détails de constitution dûment connus chez tous les Acéphales, ont été laissés de côté. Il s'ensuit souvent un manque de cohésion dans certains chapitres, manque de cohésion inévitable pour traiter le sujet dans les limites que je m'étais proposées. Je me suis attaché spécialement à faire ressortir les particularités du sujet étudié et, chemin faisant, à mettre au point plusieurs questions encore en litige.

Les chapitres de ce travail sont très inégaux; mes recherches ont particulièrement porté sur le manteau et sur l'appareil digestif. Le travail d'ensemble le plus parfait et le plus récent sur l'organisation d'un Bivalve est une étude de la Moule publiée par LIST en 1902. Je me suis efforcé de compléter certaines données de cet ouvrage par l'observation de *Gryphea*, et d'en éclaircir d'autres.

Comme la monographie de LIST, mon travail est incomplet. J'ai réservé l'étude des organes génitaux et urinaires ainsi que celle du développement.

J'ai toujours eu le souci de rester sur un terrain anatomique, c'est-à-dire de n'étudier les divers organes et les tissus qui les composent, que du point de vue de leur présentation morphologique et de leur composition microscopique. Bien que ce point de vue soit souvent considéré comme dépassé, il n'en a pas moins sa raison d'être. S'il est intéressant en présence d'une cellule glandulaire par exemple, de rechercher les granules qui peuvent être le point de départ de la sécrétion, de constater les variations de forme ou de contenu que peut présenter le noyau, au cours de l'excrétion, il n'est pas sans intérêt de rechercher, par la constatation extérieure de son activité, par l'étude de sa disposition et de sa répartition dans l'organisme, par ses réactions microchimiques, enfin par sa pure morphologie, quel peut être la nature et le rôle d'une telle cellule. Par ailleurs est-il sans intérêt de noter, dans un organisme donné, la répartition des différents tissus ou celle des différentes cellules dans les régions diverses de l'économie?

Puisse ce travail, malgré ses imperfections et ses lacunes, rendre quelques services à ceux que préoccupe d'une manière ou d'une autre, l'étude des Mollusques Lamellibranches.

Gryphea angulata, l'« Huître du Portugal » ou « Huître portugaise », qui va faire l'objet de nos études, est un Mollusque Lamellibranche Monomyaire. C'est, dans nos régions, le seul survivant d'un genre très abondant en individus et en espèces dans les temps géologiques.

Cantonné assez longtemps dans les eaux du Tage, cet animal fut introduit fortuitement en France au cours du siècle dernier et s'y acclimata. On le rencontre aujourd'hui en très grande abondance dans le Bassin d'Arcachon, dans la Gironde et dans les Charentes où il est l'objet d'une importante industrie.

Très voisin de l'Huître comestible (*Ostrea edulis*), il s'en distingue par l'allongement de sa coquille, par son allure carénée, par le nombre réduit des cannelures, par son crochet antérieur. Il est également très voisin de l'« Huître américaine », nommée à tort *Ostrea virginiana*, mais qui mérite d'appartenir au même genre que lui.

L'allongement de la coquille est un fait caractéristique. Le rapport entre la longueur et la largeur varie avec l'âge de l'animal de $1/1$ à $3/1$; chez de très vieux sujets il peut atteindre $4/1$ et $5/1$. L'Huître comestible est généralement à peine plus longue que large (1).

La Gryphée montre une valve inférieure très creuse. La coquille peut, dans certains cas, devenir presque aussi haute que large. La valve supérieure est plate et souvent même concave. La partie inférieure de la coquille présente des côtes ou cannelures longitudinales. Leur nombre reste aux environs de six, tandis qu'*Ostrea edulis* en présente une vingtaine environ.

Le crochet antérieur qui a valu au genre le nom de *Gryphea*, est un prolongement de la valve inférieure, en forme d'éperon, de 0^m005 à 0^m01 chez un animal de taille moyenne. Cette formation est souvent réduite et ne présente que très rarement le développement que l'on rencontre chez les Gryphées fossiles.

Nous devons signaler comme autre et principal caractère spécifique de la Gryphée, la couleur violacée des cannelures et surtout de l'insertion du muscle adducteur des valves. On

(1) Il convient toutefois de faire ici une réserve : si la Gryphée présente une coquille allongée à l'état adulte et sauvage, elle est susceptible, dans certaines conditions d'élevage ou même dans certains milieux naturels, de se développer différemment. C'est ainsi que dans la région de Marennes, centre ostréicole bien connu, on obtint une Gryphée de petites dimensions, dont la longueur dépasse à peine la largeur. La coquille est très creuse et les lobes du manteau relativement peu développés, ce qui donne à cet animal une grande valeur marchande. On la nomme couramment *portugaise de claires* ou *de chenaux*.

sait que la couleur est rarement un caractère constant; les Arthropodes présentent quelques cas où la couleur peut devenir un caractère spécifique à peu près certain. Il en est de même chez *Gryphea* où la teinte violette de l'insertion musculaire peut être considérée comme le plus sûr moyen de la distinguer d'*Ostrea*. Comme *G. angulata*, *G. virginiana* présente ce caractère générique, mais les cannelures de cette dernière espèce ne sont qu'à peine teintées.

La coquille dont la forme est assez déterminée par ce que nous avons dit plus haut, ne présente pas de dents (1). Un ligament interne, situé à la base du crochet (fig. I, 2), c'est-à-dire antérieurement joue le rôle de charnière. Ce ligament est fort mais court. Chez une *Gryphee* de 0^m10 de longueur, il n'atteint pas 0^m01; il tend à écarter les valves l'une de l'autre, effort contrarié par le muscle adducteur (2).

Si, laissant maintenant de côté sa coquille, nous considérons l'hôte, nous remarquons tout d'abord son gros muscle adducteur, composé de deux parties, l'une vitreuse (fig. I, 12), l'autre nacré (Ib. 13). Tout autour de lui s'étend une fine membrane, striée de fines bandes nacrées (fig. I, 15 et 16), et bordée d'un épaississement noirâtre et dentelé. C'est le manteau de l'animal avec son bourrelet marginal.

Dans la région antérieure, sous le ligament, nous constatons un épaississement des tissus (fig. I, 3) : c'est la glande du ligament. Manteau, bourrelet marginal et glande du ligament feront successivement l'objet de nos soins aux trois premiers chapitres de cet ouvrage.

Si nous sectionnons le manteau de manière à l'enlever complètement, nous découvrons plusieurs organes. Antérieurement et ventralement on voit quatre appendices charnus qui marquent l'ouverture de la bouche (fig. I, 7). Dans la région diamétralement opposée, on constate la présence d'un cylindre court, appuyé dorsalement au muscle adducteur : c'est le rectum avec l'anus (fig. I, 14). Toute la région ventrale au-dessous des appendices labiaux est occupée

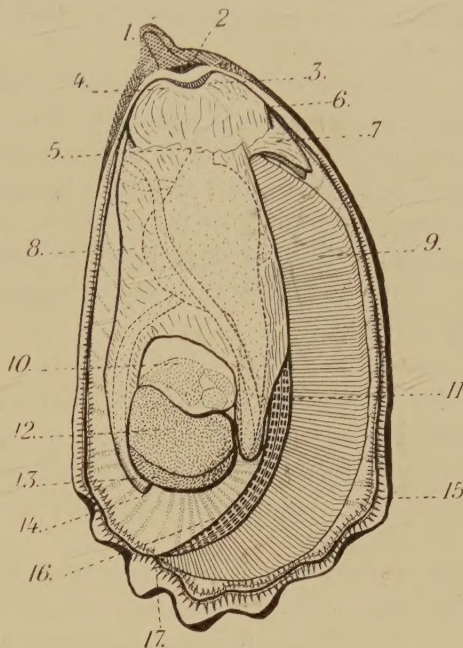


FIG. 1. — *Gryphee* présentée dans sa valve creuse (valve gauche), le lobe droit du manteau est enlevé; le tube digestif est tracé en pointillé.

1. Crochet. 2. Ligament. 3. Glande ligamentaire. 4. Région du capuchon céphalique. 5. (Esophage. 6. Soudure orale des lobes du manteau. 7. Palpes labiaux, 8. Estomac. 9. Branchies. 10. Cœur dans le péricarde. 11. Insertions des lames branchiales. 12. Muscle adducteur, partie vitreuse. 13. Muscle adducteur, partie nacré. 14. Anus. 15. Lobe ventral du manteau. 16. Muscles rétracteurs du manteau. 17. Terminaison des branchies.

(1) Il arrive parfois cependant que la valve supérieure de *Gryphea*, comme celle d'*Ostrea* d'ailleurs, présente à gauche du ligament (dorsalement) des saillies juxtaposées. Ces saillies ont incontestablement des ébauches de dents.

(2) La situation de ce ligament au-dessous du crochet est nécessaire et constante. Le crochet en effet est formé par les déplacements successifs de la charnière; à mesure que l'animal grandit l'extrémité de sa coquille devient trop étroite. L'animal recule alors tout entier dans sa coquille, déplaçant peu à peu sa charnière et son muscle adducteur vers l'arrière. Tous deux laissent une trace : pour la charnière c'est le crochet montrant les zones précédemment occupées par le ligament élastique; pour le muscle, c'est une traînée violette, nettement visible chez certains individus, mais qui est peu à peu recouverte par les couches de nacre.

par quatre lames filamenteuses très grêles : les branchies (fig. I, 9). Il n'y a ni pied ni byssus. L'absence de ces organes a permis la soudure médiane des deux paires de branchies; les deux feuillets branchiaux internes sont soudés à leurs bases et cachent complètement le tronc de l'animal.

Les branchies écartées, on voit, appuyé ventralement sur le muscle adducteur et faisant pendant au rectum, un cylindre charnu. Cet appendice renferme deux canaux appartenant au tube digestif.

La masse viscérale de l'animal ne présente rien de remarquable : c'est une masse de tissus variés, blanchâtre à la périphérie, brune dans l'épaisseur, dans laquelle on ne peut disséquer aucun organe distinct. Elle est composée entièrement par l'estomac et les replis de l'intestin (fig. I, 5, 8), entourés d'abord par les acini de la glande digestive, puis par les ramifications de la glande génitale. Dans la région tout à fait postérieure on ne trouve plus la glande digestive, mais, à sa place, les digitations de l'organe excréteur ou tissu de Bojanus.

Entre le muscle et la masse viscérale on aperçoit le cœur, renfermé dans un péricarde (fig. I, 10).

CHAPITRE PREMIER

Le manteau

On appelle manteau chez les Acéphales, une mince lame de tissu qui recouvre de chaque côté le corps de l'animal, et, s'appuyant sur la coquille, le dépasse pour abriter les branchies.

Cette lame de tissu est plus ou moins hyaline chez les Ostréidés; des muscles rétracteurs la parcourent radialement; elle est bordée tout autour par une zone épaissie : le bourrelet marginal.

Le manteau est composé de deux lobes : l'un droit, l'autre gauche. Le lobe droit est placé sous la valve plate, tandis que le lobe gauche épouse la concavité de la coquille inférieure. Il s'ensuit une importante différence de dimension entre ces deux lobes.

Dans la région antérieure du corps, à partir de la hauteur des palpes labiaux, les deux lobes du manteau se rejoignent par leurs bords dorsaux et ventraux, en sorte que l'extrémité antérieure de l'animal est encapuchonnée dans le cul-de-sac ainsi formé. On appelle cette formation le capuchon céphalique (1).

A l'extrémité du capuchon céphalique, un peu sur la droite, on remarque une bandelette striée, jaunâtre, placée transversalement et reliant la soudure orale des lobes du manteau à la soudure aborale. Il semble au premier abord que cette bandelette ne soit que la continuation de l'épaississement marginal du manteau, le bourrelet, qui s'arrête à la jonction des lobes droit et gauche du manteau. En réalité cette crête striée représente la région sous-ligamentaire, spécialement adaptée à la sécrétion des formations sus-jacentes : le ligament élastique et les bourrelets.

En dessous du capuchon céphalique le revêtement palléal se continue de chaque côté du corps sous la forme de larges feuillets qui recouvrent la masse viscérale et les branchies depuis leur naissance jusqu'à leur terminaison. C'est dans cette région postérieure du corps que les lobes atteignent leur plus grande largeur. Ils conservent un très grand développement jusque du côté dorsal. Les lobes se réduisent alors progressivement à deux petites lames de tissu dépassant relativement peu la partie dorsale du corps.

Dans la région postérieure de l'animal, à l'endroit de la terminaison des branchies, les

(1) Chez *Ostrea* la partie antérieure du corps étant beaucoup moins allongée, le capuchon céphalique a une forme beaucoup moins typique. Toutefois la jonction orale des lobes du manteau se fait assez en arrière, en sorte que les palpes labiaux sont presque entièrement recouverts par un rideau palléal.

lames palléales sont soudées entre elles sur une assez grande longueur et suivant une ligne antéro-postérieure. Cette jonction est déterminée par la zone d'insertion des feuillets branchiaux (fig. I, 11), qui, après s'être légèrement incurvés en arrière pour contourner le muscle adducteur, abandonnent leur insertion au corps et remontent le long des lobes du manteau auxquels les deux feuillets réfléchis externes restent adhérents. Les lames branchiales deviennent de plus en plus courtes jusqu'au moment où elles atteignent le bord du manteau. A cet endroit les branchies disparaissent (fig. I, 17). Cette insertion des feuillets branchiaux sur le manteau forme une cloison séparant deux chambres, l'une ventrale, l'autre dorsale. Dans la première, l'eau est attirée : c'est la chambre inhalante; dans la seconde, l'eau est chassée : c'est la chambre cloacale.

Dorsalement, les lobes du manteau n'abritent aucun organe.

La constitution du manteau ne présente rien de particulier. Dans la région antérieure où il fait partie du tronc de l'animal sous la forme du capuchon céphalique, le manteau se réduit à une très fine épaisseur de tissu conjonctif, bordée extérieurement d'un épithélium cubique dont nous verrons plus loin la constitution et, intérieurement d'une mince membrane anhiste qui le sépare des tissus somatiques sous-jacents.



FIG. II. — Tissu conjonctif montrant les trois espèces de cellules qui le composent. Quelques amibocytes sont représentés. Les deux cellules globuleuses placées à droite de la figure sont chargées de granules gras (x 1000).

Dans la région où le manteau est séparé du corps, sa composition n'est guère différente, mais les tissus sont plus riches en éléments de toute sorte. Le manteau, dans ces régions est une lame de tissu conjonctif, bordée extérieurement et intérieurement d'épithéliums spéciaux.

Le tissu conjonctif a été fort bien étudié par LIST, chez les Mytilidés. Selon cet auteur, trois éléments entrent dans sa composition : des « Fixe-Zellen (Flemming), Stern-oder Spindel-Zellen (Kollmann) »; des « Rundzellen (Kollmann) »; des « Langer'schen Blasen, Schleimzellen (Flemming) ».

Les « Spindelzellen » ou cellules fusiformes, sont très reconnaissables. La description de LIST est très précise : « Ihr Protoplasmaleib ist sehr klein und oftmals auf eine schmale Hülle um der länglich ovalen Kern, der feinkörniges Chromatin enthält, beschränkt. Die übrige Protoplasmamasse strahlt sternförmig nach allen Richtungen hin aus. » (1) Ces prolongements, d'épaisseur variable, sont susceptibles d'anastomoses.

Les « Rundzellen », ou cellules plasmatiques, sont dépourvues de prolongements. Elles sont caractérisées par la présence de diverses granulations; on les rencontre souvent en masses serrées les unes contre les autres.

Enfin les « Langer'schen Blasen » ou cellules globuleuses, ont été prises par LANGER pour des lacunes. FLEMMING démontra qu'on avait affaire à des cellules et les nomma « Schleimzellen », faute de meilleure dénomination. Le noyau de ces cellules est rond, très pauvre en

(1) LIST, Die Mytiliden des Golfes von Neapel, in Fauna und Flora des Golfes von Neapel, XXVII Monographie. Berlin, 1902, p. 119.

chromatine et présente la plupart du temps un très petit nucléole. Le protoplasme forme des traînées qui rayonnent autour du noyau dans des directions variées (1).

Le tissu conjonctif qui remplit l'épaisseur du manteau de *Gryphea* laisse voir distinctement ces trois espèces de cellules (fig. II); selon les régions une forme prédomine sur les autres et donne au tissu un aspect particulier.

Les cellules globuleuses peuvent, surtout si la bête est grasse, être chargées de granules sphériques plus ou moins volumineuses. Ces boules de nature grasseuse se tiennent contre les parois ou contre les travées protoplasmiques des cellules, et sur des préparations fixées par des liquides osmiés elles dessinent en pointillé noir, sur une coupe, une série d'alvéoles. Fixées par l'acide Osmique, ces graisses résistent aux Alcools et à l'Acide Acétique, mais sont solubles dans l'Ether Sulfurique.

Les divers éléments du tissu conjonctif sont entourés par une masse colorable par le Vert Lumière et le Bleu d'Aniline. C'est la substance fondamentale du tissu conjonctif, substance intercellulaire. C'est elle qui limite les lacunes sanguines et c'est elle aussi qui donne l'assise plus ou moins épaisse sur laquelle reposent la plupart des épithéliums palléaux.

Revêtement interne du manteau.

Les lames palléales présentent sur leurs faces internes, c'est-à-dire sur leurs faces regardant les branchies, un épithélium cilié (fig. XI, 10) sur lequel nous allons donner quelques explications.

Cet épithélium (fig. III) qui tapisse les chambres branchiale et cloacale, est nommé épithélium interne du manteau ou épithélium muqueux. Il se compose de cellules épithéliales cylindriques de hauteur moyenne, élargies à leur pôle distal, très effilées à leur base et reposant sur un derme collagène très épais. Sous ce derme se trouve une puissante assise musculaire, composée d'abord d'une couche de fibres radiales en continuation avec les muscles rétracteurs du manteau et, en dedans, d'une forte couche de fibres longitudinales parallèles au bord libre du manteau. Le pôle distal de la cellule est surmonté d'une mince cuticule ciliée. On constate parfois quelques grains de pigment massés à l'extrémité orale. Le noyau est très allongé, granuleux et placé à mi-hauteur.

Les cellules épithéliales dont nous venons de donner la description ne forment pas la plus grande partie du revêtement épithélial, comme c'est le cas dans la plupart des autres épithéliums. Entre elles, en extrêmement grande abondance, se trouvent des cellules glandulaires caliciformes (fig. III). On en voit de deux espèces très différentes : les unes sont généralement claires, hyalines et sont des cellules muqueuses caliciformes du type classique, au sujet desquelles tous les auteurs sont d'accord. Il n'en est pas de même du deuxième genre de cellules caliciformes, qui a donné lieu à de nombreuses interprétations. Ces cellules sont chargées de gros grains éosinophiles occupant tout le corps de la cellule; elles renferment un noyau très allongé, comprimé et situé contre la paroi. Cette disposition est analogue à celle étudiée par LIST chez *Mytilus* et *Modiolaria* (2). Ces cellules ne se rencontrent pas seulement dans l'épithélium que nous étudions : on en trouve en nombre variable avec les régions et les individus dans l'épithélium externe du manteau, ainsi que dans tous les épithéliums muqueux de l'organisme (branchiaux, digestifs, etc.).

(1) LIST. *Op. cit.*, p. 121.

(2) LIST, *Op. cit.*, pp. 115, 118.

Certains auteurs observant leur présence dans l'épithélium externe du manteau, avaient pensé qu'on devait leur attribuer la sécrétion du calcaire, sécrétion dont, à leur avis, aucune autre cellule ne pouvait être chargée. TULLBERG fit observer qu'on trouvait également des « eierförmigen Zellen » dans l'épithélium interne du manteau, et que, par conséquent, on ne pouvait être en présence d'éléments spécialement destinés à la sécrétion calcaire; selon cet auteur ces cellules n'excrètent ni la matière organique de la coquille, ni le calcaire; elles

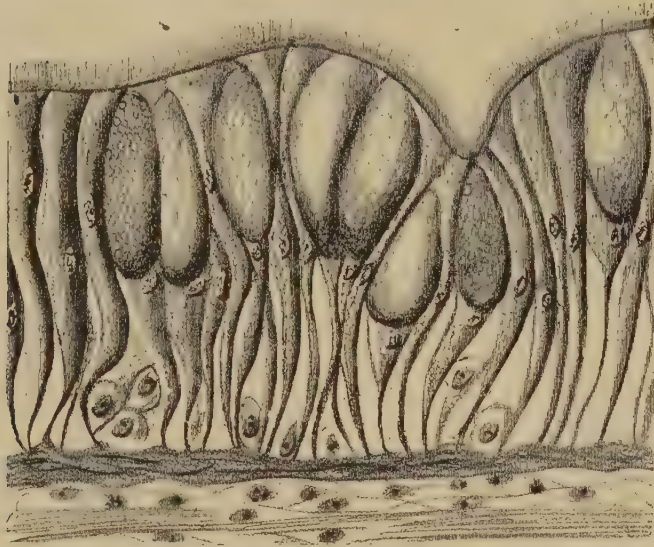


FIG. III. — Épithélium interne du manteau, présentant des cellules muqueuses et des cellules granuleuses éosinophiles. Entre les cellules on distingue des amibocytes. (x 650).

ne sont pas davantage des dépôts de calcaire et ne sécrètent pas non plus de mucus : « Die resultat zu welchen ich hinsichtlich der Funktionen dieser Zellen gekommen bin, sind folglich ganz und gar negativ... » (1) RAWITZ nomme ces éléments « Giftzellen ». MOYNIER DE VILLEPOIX les observe seulement dans l'épithélium sous-ligamentaire de *Mytilus* : « Je n'ai rencontré ces glandes unicellulaires que jusqu'au niveau du muscle adducteur antérieur, au delà de ce point elles disparaissent complètement. Je ne saurais dire si ces éléments jouent un rôle particulier dans la formation du test. Leur présence n'étant pas constante dans toute

la région dorsale, il est difficile d'être fixé à cet égard. Peut-être sont-ils simplement chargés de fournir le pigment à certaines parties du ligament dans lequel, en effet, on rencontre des régions fortement pigmentées. » (2)

LIST ne pense pas que cette dernière interprétation soit juste : « Warum und in welcher Weise diese Drüsenzellen Pigmentbildner sein sollen, ist vollkommen unverständlich, eine nähere Begründung dieser Annahme fehlt. » (3) Selon cet auteur les cellules granuleuses éosinophiles que l'on trouve dans l'épithélium externe du manteau de *Mytilus galloprovincialis*, *Modiola barbata* et *Lithophagus lithophagus*, ont un rôle à jouer dans la sécrétion du test : « Es ist sehr wahrscheinlich, ja nach unsere directen Beobachtungen bei *Lithophagus lithophagus* sicher, dass die Drüsen mit geformten, granulierten Inhalt, sich bei der Schalenbildung direct beteiligen. » (4) LIST a bien observé avec TULLBERG que des cellules granuleuses éosinophiles se rencontrent également dans les tissus éloignés de la coquille. Mais, selon cet auteur, on n'est pas alors en présence des mêmes éléments. Les cellules granuleuses éosinophiles proprement dites serviraient à l'édification de la coquille; quant aux cellules des

(1) TULLBERG, Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kgl. Svensk. Vet. Akad. XIX, 3, 1882, p. 25.

(2) MOYNIER DE VILLEPOIX, Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques, J. An. et Phys., XXVIII, 1892, p. 51.

(3) LIST, op. cit., p. 95.

(4) LIST, op. cit., p. 140.

autres régions, il ne sait qu'en penser : « Welche Rolle die ähnlich gebauten Drüsen im Innenepithel des Mantels und in der Innen- und Mittelfalte des Mantelrandes spielen, ist unbekannt. » (1)

RASSBACH enfin fait de ces cellules granuleuses éosinophiles des amibocytes : « Diese eosinophilen Wanderzellen fanden sich also in gleicher Weise beim Epithel des Mantelrandes sowie der Mantelnaht. Sie entsprechen wohl den Drüsenzellen, die LIST zwischen dem Epithel unter dem Ligament beschreibt als breitere Drüsenzellen mit grobgranuliertem Inhalt », « die denen entsprechen, die man sonst im Mantelepithel antrifft Vgl. S. 93. » (2)

Les figures de RASSBACH ne laissent aucun doute sur son opinion. Deux d'entre elles représentent un de ces amibocytes volumineux, cheminant dans le tissu sous-épithélial (3). Une autre montre cet amibocyte dans l'épithélium (3). Cette dernière figure laisse reconnaître la forme typique des cellules granuleuses éosinophiles.

Les opinions diverses émises par les auteurs cités ci-dessus au sujet des cellules granuleuses éosinophiles, ne correspondent pas à ce que nous avons pu observer sur nos préparations et nous paraissent insuffisantes ou inexactes.

Quand TULLBERG dit que ces cellules ne sont pas spécifiquement calcigènes, il a selon nous raison et la démonstration qu'il entend tirer de leur présence dans l'épithélium interne est irréfutable, s'il est certain que les diverses cellules granuleuses éosinophiles appartiennent au même type, qu'elles soient dans l'épithélium interne ou dans l'épithélium externe du manteau. Or, nous avons vainement tenté de trouver une différence spécifique entre les cellules de ces deux régions. Sans doute on peut trouver des aspects différents, voire des affinités différentes pour les colorants, mais deux choses nous défendent d'en tirer les conclusions de LIST : a) les cellules muqueuses elles-mêmes, dont on ne saurait contester la nature muqueuse, présentent entre ces deux épithélium les mêmes variations d'aspect que les cellules granuleuses éosinophiles; leurs réactions vis-à-vis des colorants n'est même pas toujours la même : les cellules de l'épithélium interne sont volontiers plus claires et se teignent plus brillamment par les Bleus d'Aniline et par le Vert Lumière; b) dans un même épithélium les cellules en question n'ont pas toutes la même apparence. S'il est des cas où la majorité a un aspect spécial dans une certaine région et un aspect différent dans une autre, il n'en est pas où on ne puisse trouver dans un des épithéliums des représentants de la forme qui paraît particulière à l'autre.

L'hypothèse de MOYNIER DE VILLEPOIX ne résiste pas à l'observation. Nous ne voyons pas comment ces éléments seraient chargés de fournir du pigment puisque, outre qu'ils n'en renferment jamais, ils ne correspondent pas du tout aux régions colorées du manteau ni de la coquille. On devrait constater l'absence des cellules granuleuses éosinophiles dans les régions de l'épithélium correspondant aux zones non colorées de la coquille, et de même les individus dont le manteau est incolore ne devraient pas en présenter. Or, il n'en est rien; les cellules en question sont distribuées sans aucun égard à la pigmentation.

L'opinion de LIST, nous l'avons dit, ne semble pas fondée. Nos observations nous ont toujours montré une même espèce de cellule dans les deux épithéliums du manteau, dans les palpes, voire dans l'œsophage, l'estomac, l'intestin et dans les branchies. On ne peut admettre qu'il s'agisse d'éléments spécifiquement et directement intéressés à la sécrétion de la coquille.

(1) LIST, *op. cit.*, p. 140.

(2) RASSBACH, Beiträge zur Kenntniss der Schale (*Anodonta cellensis*). *Zeitschr. F. Wiss. Zool. Bd.*, CIII, 1912, p. 425.

(3) RASSBACH, *op. cit.*, p. 425, fig. 47 et 48; *Ibid*, fig. 49 sq.

Comme LIST le remarque lui-même, son explication est incomplète : que peuvent représenter les cellules granuleuses qui ne sont pas dans l'épithélium calcigène ?

Enfin RASSBACH veut voir dans ces éléments des amibocytes (*Wanderzellen*). Nous aurons souvent l'occasion de signaler la présence d'amibocytes dans les tissus palléaux : ces éléments sont toujours nettement reconnaissables. Ils sont plus ou moins volumineux mais n'atteignent jamais chez *Gryphea* la taille des cellules caliciformes. Leur noyau est très net, la plupart du temps très colorable, entouré d'une auréole de plasma clair, souvent rempli de granulations totalement différentes de celles des cellules granuleuses éosinophiles. De plus, nous n'avons jamais pu observer la forme qui nous occupe dans le tissu conjonctif, autrement

que comme glande sous-épithéliale. Certaines coupes obliques peuvent n'intéresser qu'une partie latérale de la cellule et donner ainsi une image ronde, avec noyau, analogue à celle que RASSBACH représente; mais les coupes suivantes permettent toujours de constater le véritable aspect pyri-forme de la cellule et, la plupart du temps, un canal évacuateur qui se dirige entre les cellules épithéliales vers l'extérieur. Ces constatations de nous autorisent pas à considérer les cellules granuleuses éosinophiles comme des amibocytes : nous devons, avec les auteurs précédents, y voir des cellules glandulaires.

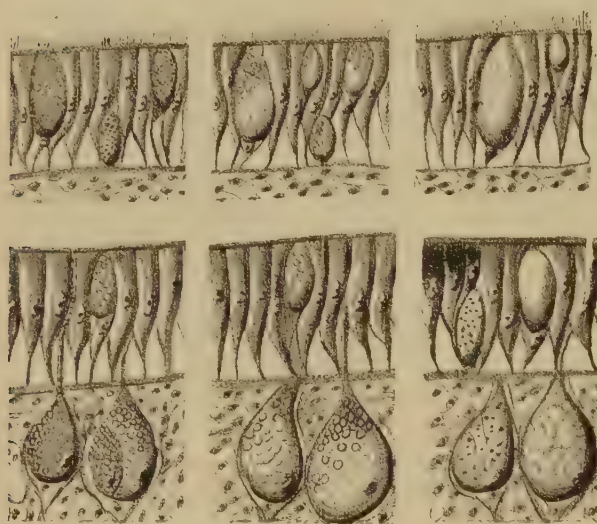


FIG. IV. — Cellules muqueuses et cellules granuleuses éosinophiles. La figure présente à gauche des cellules granuleuses épithéliales en haut, sous-épithéliales en bas. Au milieu des formes intermédiaires sont figurées. À droite des cellules muqueuses (x 200).

Nous n'avons observé aucun effet. L'Acide Acétique de même ne provoque aucune trace d'effervescence ni de dissolution. Nous avons ensuite tenté sans résultats de former une laque par l'Alizarine sur le Calcium au moyen du Sesqui-Carbonate de Soude-Alizarine. Nous avons alors renoncé à trouver dans ces cellules une charge de calcium.

A part certaines figures artificielles dues à une mauvaise coupe, on ne peut jamais constater l'excrétion du produit de ces cellules au dehors. On doit donc admettre que, si ces cellules excrètent quelque chose, ce n'est pas sans subir un changement de constitution. Le chargement qu'elles présentent et qui les rend si remarquables, subit, avant d'être évacué, une modification importante. Une observation attentive de nombreuses préparations diversement fixées et colorées nous a permis de suivre jusqu'à un certain point la modification de ces cellules (fig. IV).

Sur des coupes colorées par le Mann (Bleu de Méthyle-Eosine) à chaud pendant dix minutes et différenciées à l'Eau distillée et au Toluène, on peut constater que toutes ces cellules ne réagissent pas de la même façon. Certaines sont colorées en rouge brillant et vif; elles sont granuleuses mais les grains sont peu volumineux. Sur la même préparation d'autres cellules toujours granuleuses montrent une coloration rouge vif, mais plus terne. D'autres

Mais que représentent ces glandes unicellulaires? Quelle est leur fonction?

Nous avons tenté de soumettre ces cellules à l'action de l'Acide Sulfurique.

sont rouge fluorescent et terne. On en rencontre aussi dont le contenu présente une coloration rouge-violacé vive. A côté de ces éléments on en voit dont le contenu est moins granuleux, c'est-à-dire dont les granules, toujours de la même forme, sont moins serrés les uns contre les autres; elles sont colorées en bleu-violet sale. D'autres de la même conformation sont colorés en bleu terne. D'autres enfin, dont le contenu granuleux a presque complètement disparu, sont bleu franc très pâle. Les mêmes différences de teinte se remarquent, quoique moins nettes, avec les colorations de MASSON et de PRENANT. Certaines cellules, dans la coloration Fuchsine-Bleu d'Aniline, sont rouge presque vermillon. On en voit d'autres rouge carmin, d'autres rose carmin, d'autres violacées, d'autres bleu violet, d'autres enfin bleu franc. Ces deux dernières ne sont que tout à fait exceptionnellement granuleuses. La coloration de PRENANT indique nettement les trois derniers stades : certaines cellules sont vert foncé avec un contenu encore granuleux; d'autres sont encore vert foncé mais leur contenu n'est plus granuleux et presque hyalin. D'autres enfin sont vert clair et nettement hyalines. Entre ces diverses colorations se retrouvent à peu près toutes les teintes intermédiaires, en sorte qu'on peut se convaincre qu'on est toujours en présence de la même formation qui évolue.

Or, les trois stades non granuleux que nous venons d'observer se colorent fortement au Muci-Carmin et sont des stades muqueux. Les cellules ainsi teintées sont celles que nous avons considérées et décrites, avec tous les auteurs, comme des cellules caliciformes muqueuses. Nous sommes amené à considérer que les cellules granuleuses éosinophiles ont, avec les cellules muqueuses, certains rapports. Diverses constatations topographiques appuyent cette hypothèse. Nous avons toujours constaté, chez *Gryphea*, que seuls les épithéliums muqueux présentaient des cellules granuleuses éosinophiles et en nombre toujours proportionnel à celui des cellules muqueuses (1). D'autre part, ainsi que le montrent les figures III, IV, VI, le rapport entre ces éléments est on ne peut plus étroit. On voit parfois des cellules muqueuses nettement caractérisées présenter en un coin quelconque des granulations en tout analogues aux granulations éosinophiles. Les colorations intermédiaires entre les deux extrêmes (rouge et bleu) sont beaucoup plus rares que les couleurs nettement définies; la transformation se fait assez brusquement.

On est donc amené à penser que les cellules granuleuses éosinophiles ou cellules oviformes sont un état particulier des cellules muqueuses épithéliales et sous-épithéliales. Que représente cet état particulier? Nous ne saurions le dire avec certitude. Il semble qu'il précède la formation du mucus dans la cellule, que les grains éosinophiles en mûrissant se changent peu à peu en grains d'une sorte de mucigène qui, à son tour, donnera le mucus; mais on pourrait également être en présence d'une évolution séreuse de la cellule muqueuse en vue d'une sécrétion spéciale encore indéterminée.

Dans la région extrême du manteau, c'est-à-dire au niveau du bourrelet marginal (fig. XI, 6), l'épithélium devient progressivement plus haut jusqu'à atteindre environ 60 μ s. Les éléments sont très régulièrement ordonnés. La cellule épithéliale, très allongée, est légèrement rétrécie à sa base et insérée sur un derme conjonctif. A son pôle distal elle présente

(1) Cette dernière observation doit être entendue par comparaison entre de nombreuses préparations. Certains sujets sont fixés à un moment où toutes les cellules ou presque sont prêtes à excréter le mucus. Dans ce cas les cellules muqueuses sont beaucoup plus abondantes que les cellules granuleuses. Réciproquement sur d'autres préparations ce même épithélium est pourvu en majorité de cellules granuleuses éosinophiles; sur d'autres enfin les deux genres de cellules sont en quantité à peu près égales. Mais un épithélium présentant peu de cellules caliciformes (p. ex. l'épithélium sous-ligamentaire), présente peu de cellules granuleuses éosinophiles et réciproquement.

une cuticule plus ou moins épaisse surmontée généralement d'une assez forte ciliation. Cependant certaines préparations montrent des cellules dépourvues de cils et surmontées d'une forte cuticule hyaline.

D'une façon générale, l'épithélium rappelle celui que nous aurons l'occasion d'observer dans les sillons du bourrelet marginal, épithélium tapissant les tentacules. On y trouve assez fréquemment des granulations pigmentaires, mais toujours en moins grande abondance que dans le sillon extérieur. Les noyaux sont volumineux, un peu ovales et placés à mi-hauteur de la cellule. Ils sont granuleux et on y distingue avec peine un ou plusieurs très petits nucléoles. Cet épithélium est soutenu par des fibres musculaires radiales reposant sur des faisceaux musculaires longitudinaux. Ça et là on rencontre des amibocytes reconnaissables à leur noyau vivement colorable par l'Hématoxyline. Les cellules muqueuses et les cellules granuleuses éosinophiles y sont fort rares. Par contre, on y trouve des cellules effilées et ciliées dont un prolongement basal paraît traverser le derme et qui sont des cellules sensorielles de FLEMMING (Pinselfzellen).

Revêtement externe du manteau.

Le revêtement qui borde la lame palléale du côté externe (fig. XI, 8) est très différent de celui que nous venons d'étudier. Les éléments qui le composent sont à peu de chose près les mêmes, mais leur disposition et leur fonction sont nettement différentes (fig. V). Au lieu d'un épithélium cilié nettement muqueux baignant dans le courant d'eau des branchies ou dans le courant cloacal, nous avons un épithélium toujours muqueux, mais dépourvu de cils et appuyé contre la coquille à la formation de laquelle il est directement intéressé. Cette relation lui a valu le nom d'épithélium nacrigène (Perlmutterepithel). Dans la région du bourrelet marginal le revêtement se complique par l'adjonction de cellules glandulaires sous-épithéliales que nous étudierons tout à l'heure.

D'une façon générale, le revêtement externe du manteau se compose de cellules épithéliales basses presque cubiques (fig. V, B), mais il est susceptible de fortes modifications locales sans constance. Ces modifications sont des différenciations passagères en vue d'un rôle particulier auquel l'épithélium est appelé. Le noyau des cellules épithéliales est un peu ovale, parfois rond et placé au centre de la cellule. On y distingue un assez gros nucléole, souvent deux et parfois trois.

A son pôle proximal, la cellule repose sur un derme conjonctivo-musculaire soutenu par des fibres radiales et des fibres longitudinales. A certains endroits l'épithélium présente des cellules tellement basses qu'elles sont à peine visibles; puis les cellules deviennent plus apparentes et plus larges que hautes; enfin ailleurs l'épithélium reprend sa disposition à peu près cubique (fig. V, B). A d'autres endroits au contraire les cellules sont serrées, comprimées et surélevées avec des noyaux allongés (fig. V, A). Le cytoplasme de ces cellules est toujours clair et dépourvu de pigment. Entre ces cellules se voient deux éléments particuliers dont nous avons déjà traité : ce sont des cellules muqueuses et des cellules granuleuses éosinophiles.

L'épithélium externe du manteau est préposé à la sécrétion des couches de nacre qui augmentent progressivement, de l'intérieur, l'épaisseur de la coquille. On sait que la nacre est formée de lamelles superposées, les unes organiques, les autres calcaires (Conchyoline et Carbonate de Calcium). La superposition de couches de réfringence différente donne à la nacre son aspect irisé connu sous le nom d'*orient*.

Différents auteurs se sont préoccupés d'expliquer la formation de cette masse organo-calcaire. Certains ont pensé qu'elle était due à une sécrétion de lamelles s'accolant les unes aux autres; d'autres ont cru qu'une sécrétion liquide était nécessaire pour agglomérer ces lamelles. Jusqu'à MOYNIER DE VILLEPOIX, aucune explication n'était suffisante pour inter-



FIG. V. — Épithélium externe du manteau : en haut épithélium surélevé; en bas épithélium cubique. (x 650).

préter la formation de la nacre. MOYNIER DE VILLEPOIX s'est efforcé de trouver quels étaient dans l'épithélium, les éléments chargés d'excréter la matière organique d'une part, le calcaire d'autre part. Selon lui la matière organique proviendrait des plateaux cuticulaires des cellules. « Je crois possible d'expliquer ainsi la formation des membranes : elles sont constituées par l'ensemble des plateaux cellulaires à la surface interne desquels le protoplasme émet les globules produits de la zone pellucide de la cellule. Cela fait, les plateaux se reforment, préparant ainsi une nouvelle membrane, pendant que s'accumulent dans le corps cellulaire les éléments d'une nouvelle formation de globules. » (1) En ce qui concerne la sécrétion calcaire, MOYNIER DE VILLEPOIX fait observer que le « sang des Mollusques contient un sel de chaux en abondance, comme le montre l'action de l'Oxalate d'Ammoniaque sur ce liquide; il en est de même de l'épais mucus recueilli avec précautions à la marge de la coquille... Mais à quel état se trouve cette base? L'Acide Acétique ne détermine dans le mucus aucune effervescence sensible... Quel est donc l'agent qui détermine, au sein du mucus la précipitation ou la cristallisation du calcaire sous la forme constante de Carbonate de Chaux? » (2) « Il m'a paru simple et conforme aux procédés habituels de la nature d'admettre que c'est à la faveur de l'Acide Carbonique provenant de la combustion de l'organisme, que le sang peut se charger du Carbonate calcaire qu'il transporte ainsi dissous jusqu'aux cellules épithéliales. Le mucus une fois déversé au dehors par ces dernières, la cristallisation du calcaire ne serait plus qu'une question de séparation moléculaire. » (3) « Rien ne paraît s'opposer à ce que le Carbonate de Chaux soit amené par le sang et versé au dehors par les cellules épithéliales à l'état de bi-Carbonate calcaire en dissolution dans le mucus, pour cristalliser ensuite en mélange avec la matière organique, après le départ de l'Acide Carbonique. » (4)

Sur les préparations que nous avons faites du manteau de *Gryphea*, nous avons observé certains faits qui permettent d'appuyer la théorie de MOYNIER DE VILLEPOIX. Disons tout d'abord que la sécrétion nacrigène n'est pas constante : l'épithélium, nous l'avons vu, peut présenter des cellules de taille très différente. L'épithélium presque plat que l'on rencontre par endroits est un épithélium au repos, ainsi qu'on peut s'en convaincre en examinant les

(1) MOYNIER DE VILLEPOIX, *op. cit.*, p. 135.

(2) *Ibid.*, pp. 137-138.

(3) *Ibid.*, p. 140.

(4) *Ibid.*, p. 143.

régions de la coquille auxquelles il correspond. On ne rencontre à ces endroits aucune formation récente. Il va sans dire que la localisation de ces zones d'épithélium plat est on ne peut plus variable avec les individus et les époques. Sur un même individu on rencontre aisément, à côté de ces régions, un épithélium normal composé de cellules cubiques à gros noyaux. Cette forme d'épithélium est la plus répandue. Enfin, par endroits on trouve des groupes de cellules plus hautes.

L'épithélium cubique sécrète les couches de nacre; l'épithélium surélevé n'est qu'une différenciation passagère en vue d'une sécrétion plus active. C'est lui que l'on trouve en dessous des régions de la coquille en construction : il suffit d'entamer la coquille en une région quelconque pour obtenir à cet endroit, au bout de quelque temps, un épithélium surélevé. Nous avons vu d'autre part que le produit de la sécrétion est une série de couches de conchyoline et de Carbonate de Calcium : or, l'épithélium présente trois formes de cellules différentes : les cellules épithéliales, les cellules muqueuses et les cellules granuleuses éosinophiles. D'aucuns ont voulu considérer les premières comme des cellules de soutien donnant de la conchyoline et les dernières comme des cellules à calcaire. La présence de ces mêmes cellules granuleuses dans l'épithélium interne du manteau a fait dire à TULLBERG, nous l'avons vu (1), que ces cellules ne sauraient jouer un rôle dans la sécrétion de la coquille. L'argument est suffisant en effet pour prouver que ces éléments ne sont pas spécifiquement calcigènes.

Si l'on considère la matière qui reste adhérente au manteau et à la coquille quand on les sépare, on constate qu'on est en présence d'un mucus. Ce mucus se colore en vert dans la coloration de PRENANT et en rouge par le Muci-Carmin. Mais dans ce mucus se trouvent d'autres éléments. Les uns, figurés, ont été décrits depuis longtemps : ce sont des amibocytes. Les autres ne présentent pas de figure spéciale : ce sont des lambeaux se colorant en rose par l'Eosine, en rouge par la Fuchsine. On peut facilement se rendre compte qu'ils proviennent de la partie distale des cellules épithéliales. Il semble qu'on ait affaire à plus qu'une simple cuticule, mais que la cellule soit en partie intéressée par cette expulsion de matière. Si l'on examine cette matière avec un fort grossissement on voit, sur certaines trainées, un dessin alvéolaire, plus ou moins hexagonal, dû aux impressions des cloisons cellulaires dont ils se sont détachés. Nous n'avons jamais pu observer de plateau cuticulaire aussi net que celui dont MOYNIER DE VILLEPOIX donne la description et la figure chez *Helix aspersa* (2). Chez *Gryphaea* nous n'avons jamais pu observer autre chose que des trainées plus ou moins grandes, la plupart du temps par plaques et ayant, sur certaines préparations, conservé des rapports avec les cellules épithéliales. Ces rapports se traduisent par un contact plus ou moins intime : tantôt la trainée est appliquée à l'épithélium, tantôt elle ne s'y rattache que par quelques prolongements. Ajoutons enfin que cette formation est d'autant plus nette que l'épithélium est plus surélevé.

Nous avons essayé plusieurs méthodes pour déceler la présence du calcaire dans les tissus. Les résultats auxquels nous sommes arrivés sont tous négatifs, en sorte que nous ne pouvons, non plus que les expérimentateurs qui nous ont précédé, affirmer une localisation calcaire dans les tissus. Cependant le calcium existe dans le sang. Avec MOYNIER DE VILLEPOIX nous pensons qu'il est contenu sous une forme quelconque dans le mucus épais sécrété par les glandes muqueuses du manteau. De même la matière organique conchylienne provient d'une modification plus ou moins profonde des pôles distals des cellules épithéliales. La sécrétion est, nous l'avons dit, intermittente; elle ne se fait pas régulièrement sur toute la

(1) Cf. pp. 8 et 9 TULLBERG, *op. cit.*, p. 38.

(2) MOYNIER DE VILLEPOIX, *op. cit.*, p. 135 et fig. 68.

surface du manteau; aux différents épithéliums que nous avons rencontré correspondent sur la coquille de l'animal des couches différentes. La nacre des Ostréidés est rarement jolie et la coquille présente souvent des régions blanches où la matière organique est peu abondante. Ces régions correspondent généralement à des zones creuses de la coquille, utiles à un moment du développement, mais devenant inutiles à mesure que l'animal grandit. Dans ces parties creuses, l'animal dépose plus de calcaire que de matière organique. Le processus s'explique aisément : le manteau étant en mauvais contact avec ces parties de la coquille y dépose difficilement des lamelles organiques qui, dès lors ne se forment plus. Au contraire, le mucus calcigène s'amasse dans ces excavations et y dépose le calcaire qu'il contient.

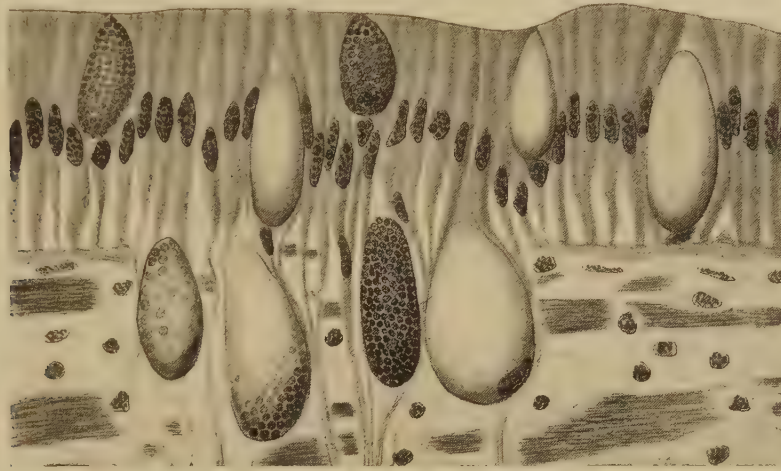


FIG. VI. — Épithélium externe du manteau dans la région marginale, avec nombreuses cellules muqueuses et cellules granuleuses éosinophiles (x 600).

C'est à un procédé analogue qu'il faut ramener une particularité fréquente de la coquille des Ostréidés : le *chambrage*. Tout le monde connaît les poches contenues dans la coquille et recouvertes d'une pellicule calcaire plus ou moins épaisse. A l'intérieur on trouve souvent de la vase putride, ce qui rend ces poches très désagréables pour le consommateur. Les chambres ne contiennent pas toujours de la vase; elles peuvent renfermer seulement de l'eau pure ou un objet quelconque. Dans ce cas elles ne sont pas malodorantes. D'où provient le *chambrage* et comment se fait-il? Deux causes principales se ramenant au même principe sont à envisager : l'animal est gêné; dans un cas c'est un dépôt de vase ou un corps étranger qui s'est introduit dans la coquille et dont l'animal ne peut se débarrasser mécaniquement. Dans l'autre, c'est une excavation de la coquille, analogue à celle que nous envisageons plus haut, mais devenue plus rapidement inutile ou gênante (1). Dans les deux cas l'animal au lieu de sécréter contre les couches préexistantes, sécrète au niveau normal de son manteau, soit que la vase l'empêche d'aller toucher l'autre paroi, soit que la cavité soit devenue trop

(1) Le phénomène de la reformation de la coquille par le *chambrage* sans vase est facilement observable. Signalons le fait qu'en 1923 et 1924, années qui suivirent la crise de l'ostréiculture marquée par une forte mortalité des Huitres, les individus qui restaient sur les bancs étaient en grande partie *chambrés*. Ces animaux, sans être atteints assez gravement pour mourir, avaient eu à souffrir du mal inconnu qui sévit pendant près de trois ans. Un amaigrissement général de l'animal ou un manque de développement avaient fait que la bête se trouvait dans une coquille pour ainsi dire trop grande pour elle : de là le *chambrage*.

creuse pour que le manteau puisse encore aisément s'appliquer contre les parois. L'animal sécrète alors ses feuillets conchyliens mêlés de mucus. Ce dernier laisse déposer le calcaire qu'il renferme et qui vient se mêler aux lamelles organiques. On a alors une fine membrane organo-calcaire formant un pont par-dessus la cavité à supprimer. A partir de là les couches successives de la sécrétion nacrigène s'appliquent sur cette paroi nouvelle et, dans plusieurs années, on essaierait vainement de trouver les traces d'une chambre désormais renfermée dans l'épaisseur même de la coquille.

Au niveau du bourrelet marginal (fig. XI, 7), l'épithélium nacrigène devient progressivement plus haut et change de forme. Les éléments constitutifs restent les mêmes. Au premier coup d'œil ce revêtement qui s'étend depuis le sommet de la lame extérieure sur une longueur variable (2 à 19 millimètres) paraît très différent des autres. Les cellules sont tantôt assez régulièrement disposées, tantôt placées sans ordre apparent à diverses hauteurs. Des fibres musculaires semblent traverser l'épithélium (fig. VI). Examinés avec un fort grossissement, on reconnaît dans ces éléments un épithélium cylindrique sous lequel se trouvent, par place, des groupes de cellules sous-épithéliales. Dans les zones où les cellules épithéliales sont seules représentées, elles sont implantées sur un derme conjonctif, formé de matière collagène et soutenu par des fibres musculaires radiales avec, par endroits, des faisceaux longitudinaux, c'est-à-dire parallèles au bord du manteau. Dans les zones où l'épithélium présente des cellules sous-épithéliales, les cellules de l'épithélium ne sont pas insérées sur un derme, mais se prolongent par de fines fibres conjonctives et traversent la lame extérieure pour se terminer à l'épithélium vis-à-vis. Ces prolongement n'appartiennent pas à la cellule épithéliale, mais à une ou plusieurs cellules conjonctives qui lui font suite. Dans les deux cas la constitution des cellules est la même; elles sont très hautes, atteignant 40 mus. Le corps de la cellule est généralement cylindrique; la partie proximale est rétrécie. A mi-hauteur elle renferme un noyau allongé occupant toute la largeur de la cellule. Le plus souvent ce noyau renferme un gros nucléole vivement colorable et placé au centre ou au pôle intérieur du noyau. Certains noyaux en ont deux. Le cytoplasme de ces cellules est homogène sans granulations ni pigment. Le pôle distal de la cellule n'est pour ainsi dire pas élargi; il est surmonté d'une très fine cuticule nettement visible par endroits. Ces cellules ne sont jamais ciliées.

Si nous considérons maintenant les cellules sous-épithéliales nous remarquons que, selon les endroits, elles sont plus ou moins développées. Très abondantes et assez superficielles dans le haut de la lame externe, elles deviennent plus rares à mesure qu'on s'en éloigne. Leur aspect est d'ailleurs le même dans ces diverses régions. Ces cellules sont piriformes; leur pôle distal s'allonge et s'effile en un mince canal qui, passant entre les cellules épithéliales, vient affleurer à la surface de l'épithélium. Leur pôle aveugle est rond; il repose sur quelques fibres conjonctives qui l'enserrent. Dans le fond de ce corps globuleux on constate souvent le noyau collé à la paroi; il est rond et un peu granuleux, mais ne laisse pas voir de nucléole. Le contenu de ces cellules, véritables glandes unicellulaires, est très varié. La cellule peut être claire, peu gonflée, avec un noyau assez net; elle peut encore présenter un cytoplasme alvéolaire noir franc, tandis que la cellule prend une teinte noire violacée par l'Hématoxyline ferrique. La coloration Fuchsine-Bleu d'Aniline donne à la cellule une teinte bleu pâle très diffuse. Le Mucicarmin donne la réaction caractéristique des cellules à mucus. Tantôt enfin ces cellules sont bourrées de fortes granulations rondes, ayant généralement la taille d'un gros nucléole, soit 0,3 à 0,5 mus. Ces grains sont très serrés et libres à l'intérieur de la cellule ainsi qu'on peut s'en rendre compte sur des fragments d'épithélium comprimés ou sur des préparations défec-tueuses. Ils occupent tout le volume de la cellule et l'on ne peut voir que très rarement le

noyau. Ces grains se colorent en noir intense par l'Hématoxyline ferrique et en rouge très vif par la Rubine ac. Dans les colorations combinées renfermant de l'Eosine, cette dernière couleur est énergiquement et électivement fixée par ces granulations (Mann, Prenant, etc.). Enfin, dans la coloration de CAJAL le Rouge Magenta les teint en rouge vif.

Parmi les cellules épithéliales on rencontre également les deux types de cellules caliciformes que nous venons de décrire. Les cellules claires se teignent en Bleu par le Bleu d'Aniline, en vert par le Vert Lumière : ce sont des cellules caliciformes muqueuses du type commun à tous les Mollusques. Les autres sont les cellules granuleuses éosinophiles dont nous avons constaté la présence dans l'épithélium externe.

La portion de l'épithélium extérieur du manteau dont nous venons de donner la constitution, correspond à ce que les auteurs ont décrit chez les Acéphales comme l'épithélium générateur de la couche des prismes calcaires. Cette couche particulière est, on le sait, fort peu distincte chez les Ostéridés. Cette particularité est, selon nous, due au mode même d'accroissement de la coquille chez ces animaux. En effet, l'aire comprise entre la coquille et le manteau n'est pas close; tandis que chez les autres Acéphales le manteau est fermé tout le tour par un puissant périostracum qui vient s'insérer dans le fond du sillon extérieur, chez les Ostréidés ce périostracum est très ténu et n'est pas rigide : cette disposition est en relation avec la rétractilité du manteau. Ainsi, suivant l'état d'étalement du manteau, l'épithélium en question peut être en contact avec des régions différentes de la coquille. Par ailleurs, il ne se trouve pas délimité entre la coquille, le manteau et la périostracum de cavité circulaire close. Or, selon nous, c'est dans cette cavité close que se forment, à partir du mucus et par séparation moléculaire, les cristaux prismatiques de calcaire. Le mucus utile provient des cellules glandulaires de l'épithélium, épithéliales et sous-épithéliales; ce mucus ne saurait donner des prismes que dans la mesure où la matière organique évacuée par les cellules n'entrave pas la cristallisation.

Nous devons maintenant dire un mot de la coloration de la coquille chez *Gryphea*. On sait que ce genre d'Ostréidés est caractérisé par des bandes d'un beau violet courant parallèlement aux cannelures de la coquille et diversement agencées suivant les individus. Cette coloration provient d'un pigment que renferment les cellules du manteau. La nacre ne présente pas de coloration et l'épithélium nacrigène est dépourvu de pigment. Il n'en est pas de même des premières formations calcaires accolées au périostracum et du périostracum lui-même. Les formations calcaires proviennent de l'épithélium externe du bourrelet marginal qui ne présente pas de pigment dans ses cellules épithéliales. Par contre, un examen attentif des cellules muqueuses de ce revêtement, surtout des cellules muqueuses sous-épithéliales, permet de reconnaître dans la masse muqueuse qui remplit la cellule, des granulations pigmentaires. Ainsi le pigment est évacué par l'intermédiaire des cellules muqueuses et entre dans la composition de la coquille avec le mucus qui le porte.

En résumé, nous sommes amené à penser que la matière organique de la coquille est un produit des cellules épithéliales, tandis que le calcaire est apporté par le mucus des cellules caliciformes. Il serait intéressant de savoir sous quelle forme le calcium se trouve dans le mucus, sous quelle forme il passe du sang dans les cellules muqueuses, sous quelle forme enfin il arrive dans le sang. Mais ces recherches entraîneraient fort loin et sortiraient du cadre de ce travail. Les conclusions auxquelles nous sommes arrivé sont analogues à celles de MOYNIER DE VILLEPOIX; nous allons trouver un procédé de sécrétion rappelant par plusieurs points celui que nous venons d'étudier, en examinant l'épithélium sous-ligamentaire, différenciation particulière de l'épithélium palléal, qui est préposé à la sécrétion du ligament élastique et de ses bourrelets.

CHAPITRE II

L'Épithélium sous-ligamentaire

Nous avons vu que, dans sa partie subterminale, sur le côté droit du corps le capuchon céphalique présente une légère saillie linéaire jaunâtre et un peu concave. Les deux extrémités de cette saillie sont en contact avec le début du bourrelet marginal, en sorte que, à première vue, on pourrait voir dans cette saillie le prolongement par dessus le capuchon céphalique de l'épaississement marginal du manteau. La saillie est hémicylindrique.

Si l'on examine de près cette formation on voit qu'elle est formée de trois tronçons différents, un médian et deux latéraux. Le tronçon du milieu est plus saillant, plus concave et souvent plus clair que les deux autres. Examinées à la loupe, ces trois parties présentent un aspect strié perpendiculairement à leur longueur, celle du milieu avec des stries plus accusées que les deux latérales. Ces trois régions de la saillie correspondent à trois parties distinctes du ligament élastique, une médiane, plus grosse et claire, jaune rougeâtre et irisée : le ligament ; et deux latérales, plus basses et plus foncées : les bourrelets.

Le rôle de l'épithélium sous-ligamentaire est le même chez tous les Acéphales, savoir de former le ligament et les bourrelets. Cependant, chez les Ostréidés sa disposition est si différente de celles qui ont été étudiées jusqu'ici (Unionidés, Mytilidés), que nous résumerons, avant de décrire la disposition chez *Gryphea*, les diverses observations faites sur d'autres genres. TULLBERG a étudié l'épithélium sous-ligamentaire chez *Mytilus*. C'est un épithélium haut et prismatique, formé de cellules longues et grêles très serrées, entre lesquelles l'auteur n'a pu trouver aucune cellule glandulaire. Ces cellules sont remarquables par la pluralité de leur noyaux, mais un seul paraît être parfaitement développé. Ces cellules présentent « einen ziemlich breiten, dunklen Saum. » (1) MOYNIER DE VILLEPOIX décrit l'épithélium sous-ligamentaire chez *Mytilus* et chez *Anodonta*. Chez ce dernier, il a constaté, après MULLER, la présence d'éléments d'aspect fibrillaires, « très allongés, sinueux, très serrés les uns contre les autres et cette région intéressant à la fois le ligament et la suture dorsale, on voit que, ainsi que l'a dit MULLER, ces fibres dont il a indiqué la nature musculaire, remplacent complètement l'épithélium à cet endroit... La nature musculaire de ces éléments me paraît devoir être admise. Toutefois, je n'irai pas jusqu'à en faire de véritables fibres musculaires proprement dites. Je crois plutôt qu'il faut y voir des cellules myo-épithéliales. » (2) Chez *Mytilus* il voit

(1) TULLBERG, Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers u. der Molluskenschalen. Kgl. Svensk. Vet. Akad., 1882, p. 22.

(2) MOYNIER DE VILLEPOIX, Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. J. Anat. Phys., 1892, p. 37.

deux épithéliums différents : l'un placé sous les bourrelets, l'autre sous le ligament. Les cellules du premier sont très allongées, « à contour souvent mal défini. Leur noyau est ovale et pourvu de deux nucléoles à chacun de ses pôles. » (1) Le second « est formé par un amas de cellules relativement courtes, un peu retrécies vers leur tiers inférieur. Leur noyau ovale n'occupe pas la base de la cellule, mais sa partie médiane; il est très souvent double, quelquefois triple. . . Toutes ces cellules sont de la même hauteur et forment sur toute la gouttière dorsale un ruban dont la face supérieure est en contact immédiat, mais sans adhérence aussi complète avec la couche interne du ligament, que les cellules précédentes avec les bourrelets. » (2)

LIST décrit deux épithéliums spéciaux chez *Mytilus*. L'un, « das Mutterepithel der inneren Schlossbandleiste (des Schlossbandwalles) setzt sich aus hohen, schmalen Cylinderzellen zusammen, die prismatische Elemente der inneren Schlossbandleiste berühren, deren Baustoffe sie liefern. » Ces cellules épithéliales sont effilées; elles ont un noyau ovale avec un nucléole. Leur protoplasme est finement granuleux et parfois chargé de granules éosinophiles, « sehr oft vollständig mit eosinophilem, gröberen, rundlichen Granula ausgefüllt. » L'autre, « das Mutterepithel des Ligaments ist etwas niedriger als das der Schlossbandwalle. Die einzelnen Cylinderzellen sind aber breiter, ihr Protoplasma dichter und angefüllt mit ganz feinen oder auch dickeren Granula, so dass zwischen fast homogenen und grobgranulierten Zellen viele Zwischenstufen auftreten. » Ces cellules ne montrent pas de cuticule distincte, mais sont adhérentes au ligament, « sondern in directem Zusammenhang mit dem Ligament », auquel elles fournissent de la substance. Les noyaux sont de grosseur très variable. On en voit des petits ovales et des plus gros irréguliers. Les noyaux ovales ont un gros nucléole. On voit aussi des noyaux avec deux nucléoles, un à chaque pôle. De même enfin on observe des cellules à plusieurs noyaux. « Diese und andere ähnliche Befunde legen die Vermuthung nahe, dass hier amitotische Kernteilungen stattfinden. . . » (3)

Enfin, RASSBACH étudie l'épithélium sous-ligamentaire chez l'Anodonte. Les cellules sont hautes, étroites et cylindriques. Le noyau est allongé et présente plusieurs nucléoles. On rencontre quelques grosses cellules caliciformes (très rares), parfois aussi des cellules globuleuses grenues, éosinophiles que LIST déjà avait signalées sous le nom de « breiten Drüsenzellen mit grobgranuliertem, eosinophilem Inhalt », (4) et que RASSBACH regarde comme des amibocytes (Wanderzellen). Cet épithélium est adhérent au ligament et quand on sépare l'animal de sa coquille la plupart des cellules restent collées au ligament. RASSBACH s'élève contre l'observation de MULLER, reprise par MOYNIER DE VILLEPOIX, qui voyait dans les cellules qui soutiennent le ligament des fibres musculaires; il n'en est rien et d'après lui, ce sont bien des éléments cellulaires épithéliaux. En résumé, chez les Acéphales étudiés les auteurs trouvent un épithélium cylindrique toujours très haut, mais de hauteur variable suivant qu'il se trouve sous le ligament ou sous les bourrelets. Les cellules sont très minces, contiennent un ou plusieurs noyaux avec un ou plusieurs nucléoles. La partie distale de ces cellules est adhérente au ligament. On trouve parfois, mais assez rarement, des cellules muqueuses et des cellules granuleuses éosinophiles.

(1) MOYNIER DE VILLEPOIX, *op. cit.*, p. 49.

(2) MOYNIER DE VILLEPOIX, pp. 55-51.

(3) LIST, Die Mytiliden des Golfes von Neapel. Fauna et Flora des Golfes von Neapel. XXVII, *Monogr.*, 1902, pp. 93-94.

(4) Cité d'après RASSBACH : Beiträge zur Kenntniss der Schale (*Anodonta cellensis*). *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, CIII, p. 426.

Chez les Ostréidés la disposition est très différente. L'épithélium sous-ligamentaire n'est pas un simple épithélium cylindrique, mais un ensemble de groupements cellulaires particuliers dont nous allons donner la description. La disposition ne varie guère sur toute la longueur de la crête sous-ligamentaire; tout au plus peut-on dire que sous les bourrelets les groupements cellulaires sont moins hauts et moins serrés que sous le ligament.

Nous avons dit qu'à la loupe on pouvait voir sur cet organe des stries perpendiculaires

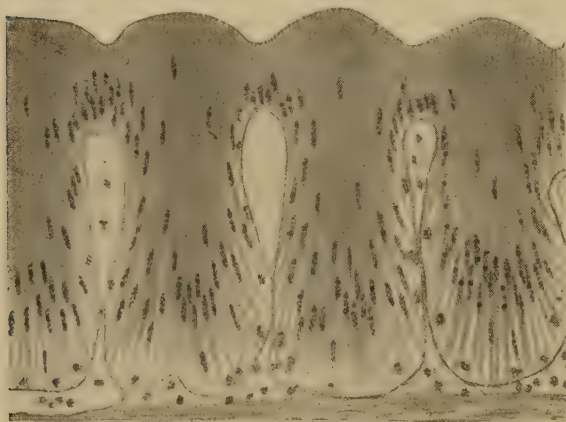


FIG. VII. — Épithélium sous-ligamentaire vu à un faible grossissement. On voit la disposition spéciale des cellules en éventail ($\times 300$).

à sa longueur; chacune de ces stries correspond à un groupement cellulaire spécial, tandis que des sillons en marquent les séparations. Ces stries font le demi-tour de la crête hémicylindrique et se terminent par un nivellement progressif: la partie supérieure passe à l'épithélium du capuchon céphalique, la partie inférieure à l'épithélium nacrigène du lobe droit du manteau.

Ainsi l'épithélium sous-ligamentaire n'est pas simplement formé de cellules cylindriques ou prismatiques juxtaposées plus ou moins régulièrement, mais d'une succession de bandes transversales, faisant plus ou moins saillie à la surface et séparées par des

petits sillons très peu profond, mais suffisants pour donner à l'organe un aspect festonné.

Sur une coupe sagittale de l'organe, on voit facilement que ces bandes sont formées de cellules très effilées et d'une très grande longueur (jusqu'à 200 μ chez un sujet adulte) (fig. VII). Ces cellules viennent s'étaler à la surface en formant un petit éventail presque fermé. A leur partie proximale elles sont plus renflées, s'épanouissent en bouquet et s'insèrent tout autour d'une poche. Ainsi le groupement cellulaire ressemble en coupe à un vase à col, rempli de cellules fortement comprimées au niveau du col et se terminant sur les parois latérales du vase (fig. VII). Ces poches sont juxtaposées les unes aux autres. La partie distale des cellules extrêmes de deux poches consécutives sont en contact. Mais à la hauteur du col on voit, entre deux poches, un espace ovalaire, vide en apparence, souvent effilé vers la base et qui sépare la partie moyenne et proximale des groupements cellulaires (fig. VII).

Sous ces appareils on trouve un tissu conjonctif serré, très riche en petits vaisseaux sanguins issus du coude de l'aorte. Dans la partie médiane de la crête les appareils cellulaires reposent presque directement sur un puissant faisceau nerveux qui sert probablement à l'innervation de l'organe, mais dont la signification n'est pas limitée à ce rôle: c'est le nerf qui, issu des deux nerfs circumpalléaux ventraux (droit et gauche), va rejoindre les deux nerfs circumpalléaux dorsaux.

Que représentent les espaces ovalaires qui séparent les appareils? On ne peut admettre qu'ils résultent d'un simple phénomène de contraction. Leur constance et la régularité de leur forme dans les diverses fixations et dans les traitements essayés et la petite membrane qui les limite tout le tour, montrent clairement que ces espaces ovalaires font partie de la disposition de l'organe. D'ailleurs, nous avons pu constater qu'ils sont en rapport avec des vaisseaux sanguins; nous avons également trouvé dans un certain nombre de ces espaces des

globules sanguins. Nous sommes donc amenés à considérer ces espaces comme des lacunes sanguines dont le rôle est évidemment d'irriguer l'épithélium sous-ligamentaire.

A part cette disposition très particulière des cellules de cet épithélium, disposition totalement différente de tout ce qui a été décrit comme glande ligamentaire jusqu'à ce jour, les éléments de cet épithélium présentent un certain nombre de caractères semblables à ceux des cellules décrites par les auteurs cités plus haut. Les cellules varient de 50 à 200 μ suivant qu'elles sont placées au centre ou aux bords de la poche caliciforme. On est en présence de cellules très hautes. Leur contenu est très finement granuleux et assez vivement colorable, surtout dans leur partie moyenne et supérieure. Elles renferment presque toujours plusieurs noyaux allongés, conformément aux observations de TULLBERG et de LIST. Toutefois, ces noyaux ne présentent généralement qu'un seul nucléole, bien qu'on puisse en observer certains qui en ont deux. Comme LIST l'a vu chez *Mytilus*, certains noyaux sont accolés deux à deux et ne semblent en faire qu'un. Le pôle d'insertion de ces cellules est rétréci et se termine par un prolongement filiforme, parfois par plusieurs. Ces prolongements s'insèrent sur une fine membrane qui enveloppe les poches caliciformes et limite par sa face interne le tissu sous-épithélial et les lacunes ovales sanguines. Ils déterminent contre la membrane divers espaces clairs où se trouvent souvent des noyaux ronds (fig. VIII). Sur certaines préparations intéressant la région sous-ligamentaire, ces espaces sont bourrés de granules de grosseurs très diverses : les plus petits sont jaunâtres, tandis que les plus gros, atteignant jusqu'à la dimension d'un noyau, sont noirâtres et plus ou moins opaques. Il ne nous a pas été possible, sur nos préparations, de déterminer exactement la disposition de ces divers éléments. Est-on en présence d'espaces intercellulaires avec quelques amibocytes, ou, au contraire, sont-ce de véritables cellules basales? Les granules jaunâtres ou opaques paraissent être placés sans ordre dans le fond et sur les parois des poches caliciformes; cependant certaines régions les montrent disposés en piles à l'intérieur de la partie proximale de la cellule moins rétrécie alors qu'à l'ordinaire (fig. VIII). Le pôle distal de la cellule est légèrement élargi, surtout celui des cellules du bord des poches caliciformes. Ces cellules sont ordinairement moins foncées et moins comprimées à mi-hauteur que celles du centre. La partie terminale de la cellule peut se présenter sous plusieurs aspects suivant les individus et surtout suivant l'époque où l'on sacrifie l'animal.

Le plus souvent la crête sous-ligamentaire se sépare sans qu'on ait à y prendre garde du ligament et des bourrelets latéraux. Si l'on fixe cet organe et que l'on y pratique des coupes longitudinales, on constate que les cellules sont bordées par une paroi propre (fig. IX). Le pôle apical présente une plaque recouvrante (Kittleiste), nettement visible sur des prépa-



FIG. VIII. — Région basale des cellules de l'épithélium sous-ligamentaire, montrant l'insertion de ces cellules. On voit des amibocytes et des granules opaques (x 1000).

rations fixées par le mélange de BENOIT et colorées par l'Hématoxyline ferrique ou la Rubine Ac. On ne distingue au-dessus de la cellule aucune formation spéciale.

Parfois, la crête sous-ligamentaire ne se sépare pas facilement du ligament. Si l'on arrache l'animal de sa coquille on constate que l'épithélium sous-ligamentaire est déchiré à une hauteur variable; l'épithélium n'est pas enlevé, mais la plupart des cellules sont coupées à mi-hauteur ou dans leur tiers supérieur. Si l'on a soin de couper une partie du ligament adhérent, opération délicate vu la disposition de la charnière, on constate que des coupes pratiquées dans ces conditions à travers la crête sous-ligamentaire montrent des cellules dont le pôle distal est très différent de celui que nous venons de décrire. Il est impossible de trouver dans la région distale, aucune paroi à la cellule (fig. X); les éléments sans changer de forme ni de disposition, deviennent de plus en plus foncés à mesure qu'on approche de l'extrémité distale et finissent par être complètement opaques. On passe progressivement du corps cellulaire à la matière ligamentaire (fig. X). Cette figure est difficile à obtenir bien fixée et bien coupée. D'ailleurs, il faut ouvrir un grand nombre d'individus avant de mettre la main sur un qui présente la disposition désirée. Nous aurons l'occasion de revenir plus bas sur cette disposition et d'examiner les interprétations que l'on peut en tirer quant à la formation du ligament. Entre ces cellules, mais assez exceptionnellement, on trouve des cellules caliciformes muqueuses signalées à cet endroit par RASSBACH chez *Anodonta* et des cellules granuleuses éosinophiles. Ces deux éléments ne présentent dans l'épithélium sous-ligamentaire aucun caractère particulier et se ramènent aisément aux types que nous avons rencontrés dans les épithéliums palléaux.

La question se pose de savoir quel rôle est dévolu aux éléments divers qui composent cet organe si particulier. TULLBERG est un des premiers à avoir donné à cet organe une signification spéciale. Selon cet auteur l'épithélium sous-ligamentaire chez *Mytilus* (das Epithel, welches unter dem Schloss band und den Schlossbandwällen liegt), sécrète le ligament et les bourrelets : « Alle an dem Mantel nicht befestigten Theile der Schale werden sicherlich aus einem Sekret der darunterliegenden Zellen gebildet, welche sich in Schichten, die eine unter die andere, ablagert. » (1) Cette interprétation donnant à l'épithélium sous-ligamentaire la fonction de sécréter le ligament et aux épithéliums palléaux en général celle de sécréter les formations sus-jacentes, est aujourd'hui à peu près universellement admise. Rappelons toutefois que TULLBERG est un des premiers à avoir repris, après REAUMUR, MECKEL, HUXLEY, BROWN, LEIDIG, etc., l'idée que la coquille en général (calcaire, ligament, périostacum, nacre) est un produit de sécrétion et n'a pas, comme le voulaient les derniers travaux parus, une vitalité propre, indépendante des tissus sus-jacents. Cette dernière théorie de l'accroissement par intussusception était soutenue par NATHUSIUS KONIGSBORN et MULLER, à la suite de MÉRY.

Quelques années plus tard MOYNIER DE VILLEPOIX faisait des recherches approfondies sur la formation de la coquille de différents Mollusques et aboutissait aux mêmes conclusions que TULLBERG. Il étudia à son tour la formation du ligament. Selon lui chez l'*Anodonte*, la Moule, etc., le ligament est dans toutes ses parties « sécrété par les tissus de l'animal dont il suit le développement et l'accroissement. » (2) La présence de fibres musculaires (MULLER) ou myo-épithéliales (MOYNIER DE VILLEPOIX) dont nous avons plus haut signalé la présence d'après ces auteurs, ne peuvent être un argument « contre le rôle de la sécrétion dans la

(1) TULLBERG, *op. cit.*, p. 25, cf. p. 29.

(2) MOYNIER DE VILLEPOIX, *op. cit.*, p. 39.

production du ligament. » « Ces éléments paraissent avoir pour rôle principal de préparer la formation de la couche interne du ligament, dont la nature se rapproche ainsi tout à fait de celle des tissus tendineux auquel son aspect nacré m'avait déjà permis de la comparer. Peut-être ont-ils comme fonction accessoire de maintenir l'adhérence de la région avec le ligament et, par suite, d'assurer la régularité du dépôt sécrété par cette région. » (1) Chez



FIG. IX. — Région orale des cellules de l'épithélium sous-ligamentaire dans le cas où cet épithélium est en activité. On voit l'opacité croissante de la partie terminale des cellules qui sont arbitrairement arrêtées sur le haut de la figure, alors qu'elles se continuent sans interruption jusque dans la substance même du ligament élastique (x 1.000).



FIG. X. — Région orale des cellules de l'épithélium sous-ligamentaire dans le cas où cet épithélium est au repos. On voit les cadres ou plaques recouvrantes de la cellule (x 1.000).

Mytilus l'extrémité des cellules du bourrelet se continue sans interruption dans la substance même du bourrelet dont elle forme les fibrilles. « La partie la plus sombre est évidemment la couche de récente formation plus hydratée; aussi fixe-t-elle plus énergiquement les teintures. Ici se présente une difficulté que je n'ai pu résoudre : est-ce l'extrémité même de la cellule qui se transforme en la substance du bourrelet, comme cela se passe dans la genèse des dents, et faut-il voir dans les fibrilles l'analogue des prolongements hyalins des cellules de la dentine (odontoblastes de VALDEYER), ou bien la masse sécrétée constituée par les granulations qui remplissent le corps cellulaire, est-elle émise au dehors sous forme de traînées multiples, à travers les ouvertures du plateau de la cellule ? » (2) « La partie interne du ligament serait... le produit de la sécrétion des plateaux cellulaires dont les dépôts successifs formeraient les couches concentriques du ligament... Le mode de formation de cette couche interne du ligament dans laquelle on constate, par l'action des acides, la présence du calcaire répandu à l'état diffus dans sa masse, pourrait être rapproché de celui de la carapace des Crustacés. »

(1) *Ibid.*, pp. 38 et 39.

(2) *Ibid.*, pp. 49, 50 et 51.

LIST voit chez *Mytilus* des cellules de l'épithélium sous-ligamentaire recouvertes de la substance de sécrétion. (1) Les cellules du ligament semblent même se prolonger dans la masse sécrétée. Enfin RASSBACH conteste l'existence des fibrilles myo-épithéliales décrites par MOYNIER DE VILLEPOIX et, à plus forte raison, celle des fibrilles musculaires de MULLER. D'après lui on est en présence d'éléments cellulaires. L'épithélium sous-ligamentaire sécrète la substance du ligament (2), mais RASSBACH ne s'occupe pas autrement du mécanisme de la sécrétion.

Chez *Gryphea* nous avons constaté plus haut deux aspects très différents de l'épithélium sous-ligamentaire. Dans un cas l'épithélium est terminé par une plaque recouvrante et ne présente à peu près aucune adhérence avec la formation organique placée au-dessus, que ce soit le ligament proprement dit ou les bourrelets (3) (fig. X). Dans ce cas l'épithélium ne travaille pas; la sécrétion est temporairement au moins arrêtée; nous parlons seulement de la sécrétion de la matière organique ligamentaire, car toute sécrétion épithéliale n'est pas arrêtée en ce moment. En effet, il est remarquable de constater que, dans l'épithélium au repos les cellules granuleuses éosinophiles sont moins rares que dans l'autre forme d'épithélium. Donc, pendant le temps qu'il ne sécrète pas de matière organique, l'épithélium garde la faculté d'excréter le produit des cellules glandulaires qu'il renferme.

Dans l'autre cas, l'épithélium ne présente pas de terminaison distale. Il est adhérent à la formation organique sus-jacente (fig. IX) et on ne l'ensépare qu'en le déchirant. Dans ce cas l'épithélium travaille : il sécrète la matière ligamentaire. La question se pose de savoir comment se fait cette sécrétion. Avant d'aborder cette question, constatons que la production du ligament et des bourrelets n'est pas continue, chez *Gryphea* au moins, comme le laissent penser les auteurs chez d'autres Lamellibranches. D'ailleurs, le fait que TULLBERG ne voit pas de cellules glandulaires chez la Moule, tandis que MOYNIER DE VILLEPOIX et LIST en voient; que, d'autre part, MOYNIER DE VILLEPOIX voit les cellules sous-jacentes aux bourrelets se continuer à l'intérieur du bourrelet et non celles du ligament, tandis que LIST voit les deux; qu'enfin RASSBACH voit chez *Anodonta* un épithélium libre de la matière organique et présentant de nombreuses cellules caliciformes, tandis que MOYNIER DE VILLEPOIX, chez ce même animal, voit un épithélium se prolongeant à l'intérieur de la formation ligamentaire; ces faits, dis-je, tendraient à prouver que l'observation faite ci-dessus au sujet de la Gryphée doit être vraie pour la plupart, sinon pour tous les Acéphales.

L'épithélium sous-ligamentaire passe donc par des périodes de sécrétion et des périodes de repos, correspondantes au même phénomène qui a lieu pour la sécrétion coquillère. Ces périodes sont en relation avec les saisons; nous n'avons pas pu jusqu'ici déterminer quelles sont ces périodes, travail de comparaison et de longue durée, ni quelles sont les causes qui interviennent pour provoquer la sécrétion ou son arrêt (température, salinité, lumière, nourriture, etc.). Disons, toutefois, que l'époque de la plus grande sécrétion est l'hiver (janvier et février), mais ce n'est probablement pas la seule. Ces périodes d'accroissement du ligament suivies de périodes de repos, peuvent d'ailleurs être comptées sans grande peine sur une coquille. A chaque période d'activité sécrétrice correspond, sur le crochet, une trace des

(1) LIST, *op. cit.*, p. 93.

(2) RASSBACH, *op. cit.*, pp. 422-424 et 445.

(3) Les deux sécrétions ne se font d'ailleurs pas simultanément. Nous avons ouvert des animaux chez lesquels seul le ligament adhérait à l'épithélium sus-jacent. D'autre fois au contraire les bourrelets retenaient seuls la crête du capuchon céphalique.

fossettes des bourrelets. Retenons seulement pour le moment que la sécrétion se fait d'une manière discontinue. Comment les couches successives adhèrent-elles au ligament? MOYNIER DE VILLEPOIX répond : par l'intermédiaire des fibrilles myo-épithéliales. Nous n'avons trouvé chez *Gryphea* aucune trace de ces formations, non plus que RASSBACH chez *Anodonta*, animal étudié par MOYNIER DE VILLEPOIX.

Or, sur certaines préparations nous avons pu suivre la pénétration des cellules épithéliales sous-ligamentaires à l'intérieur de la substance du ligament. La cellule épithéliale, relativement claire dans sa partie inférieure et moyenne, devient très foncée vers le tiers supérieur (fig. IX). Cette teinte est de plus en plus opaque et les éléments de moins en moins distincts à mesure qu'on s'éloigne de la base : bientôt on n'a plus qu'une épaisse bordure brune vaguement striée : c'est la matière ligamentaire. Si l'on arrache l'animal de sa coquille afin de séparer l'épithélium sous-ligamentaire du ligament, on constate que les cellules se coupent vers le tiers supérieur, à l'endroit où la cellule devient opaque; il y a donc là une zone de moindre résistance. D'autre part, la partie située au-dessus de cette zone ne subit jamais de déplacements, mais seulement des cassures : elle est donc résistante. Nous concluons de ces observations que la cellule se continue à l'intérieur du ligament ou des bourrelets pour les former par sa propre substance; il s'agit non d'une sécrétion au sens propre du mot, mais d'une transformation partielle de la cellule, ainsi que l'avait entrevu MOYNIER DE VILLEPOIX. C'est bien l'extrémité même de la cellule « qui se transforme en la substance du bourrelet, comme cela se passe dans la genèse des dents »; mais il ne peut être question d'homologuer aucune formation myo-épithéliale aux fibres de TOMES. La kératinisation des cellules se fait d'une manière analogue à celle des phanères des Vertébrés.

On sait que le ligament des Mollusques contient en petite quantité du calcaire. D'où peut-il provenir? On sait que le sang des Mollusques est riche en calcaire, mais par quelle voie ce calcaire vient-il se déposer dans le ligament? Les recherches particulières à cet organe ne nous permettraient pas de le dire. Toutefois, par analogie avec la sécrétion coquillière dont nous avons étudié plus haut le mécanisme, nous devons penser que ce calcaire est excrété par les cellules caliciformes muqueuses de l'épithélium sous-ligamentaire. Ces glandes sont peu nombreuses, mais le calcaire est aussi peu abondant. Par voie de conséquence nous devons penser que la sécrétion calcigène est plus abondante aux moments où la sécrétion conchylienne est ralentie, puisque les cellules muqueuses sont plus nombreuses à ce moment.

Une dernière question se pose : pourquoi l'appareil est-il formé de bandes juxtaposées qui lui donnent un aspect si particulier? Il semble que cette disposition, favorisant l'irrigation sanguine et permettant aux cellules d'entrer en plus grand nombre dans la composition de l'organe, sans être trop comprimées dans la région proximale, présente des conditions plus favorables pour une production active de matière sous peu de volume, qu'un simple épithélium cylindrique. La disposition particulière de ces cellules en éventail serait donc une différenciation de l'épithélium en vue d'une sécrétion plus importante, rendue indispensable par le fait que le ligament des Ostréidés est beaucoup plus réduit en surface, proportionnellement à son volume, que celui de la plupart des autres Lamellibranches.

Il ne nous reste plus pour connaître en entier le manteau qu'à examiner les formations particulières que l'on rencontre dans sa région marginale épaissie : c'est ce que nous allons faire dans les pages qui suivent.

CHAPITRE III

Le bourrelet marginal du manteau

La lame libre du manteau est bordée tout le tour, tant ventralement que dorsalement, par un épaississement dentelé. Cette bordure se présente au premier abord comme un véritable bourrelet; aussi la nomme-t-on bourrelet marginal (Mantelrand). Ce bourrelet, dont la description n'a jamais été donnée chez *Gryphea*, ressemble fort à celui d'*Ostrea*. Il prend naissance dès la fin du capuchon céphalique, c'est-à-dire aux soudures orales et aborales du manteau. Il se présente comme un renflement de la lame palléale, de couleur généralement noirâtre et pourvu d'un grand nombre de tentacules qui lui donnent son aspect dentelé.

Les tentacules sont mobiles et légèrement rétractiles; ils sont plus nombreux dans la région inférieure du manteau que dans sa région moyenne et antérieure. Ils sont disposés sur deux rangées parallèles (fig. XI, 3 et 5), séparées l'une de l'autre par un petit sillon (fig. XI, 4) plus ou moins accusé suivant l'état de protrusion des organes. Ils reçoivent des filets nerveux issus du gros nerf circumpalléal qui court tout le long du bourrelet marginal. Les terminaisons des muscles rétracteurs du manteau les atteignent, assurant, avec d'autres fibres musculaires longitudinales et transversales, la mobilité de ces organes.

En dehors des rangées de tentacules on remarque une petite lame noirâtre qui reste appliquée contre la coquille. Le bourrelet marginal se trouve donc être composé de trois lames parallèles (1) dont deux découpées en tentacules (fig. XI, 3 et 5) et une continue (fig. XI, A.), déterminant deux sillons (fig. XI, 2 et 4). Ces lames ont été nommées chez d'autres Acéphales lame externe, moyenne ou interne, suivant qu'elles regardent la coquille ou les branchies. Les sillons formés entre elles portent respectivement les noms de sillon extérieur et sillon intérieur, suivant leur position par rapport aux branchies ou à la coquille (2). Dans sa position normale, car la mort et la fixation de l'animal déplacent les rapports de ces éléments, le feuillet moyen est serré contre le feuillet externe, lequel, à son tour, est rigoureusement appliqué contre la coquille; le sillon extérieur est ainsi fort étroit. Au contraire, le feuillet intérieur portant les tentacules internes est plus ou moins dirigé vers l'intérieur, suivant que le manteau est en plein étalement ou se trouve un peu contracté. Le sillon intérieur est ainsi tantôt étroit, tantôt en cornière, tantôt enfin presque inexistant.

(1) Il est à noter que l'on rencontre parfois une rangée supplémentaire déterminant un sillon supplémentaire. Cette disposition s'observe à la partie inférieure du manteau chez certains individus. On a alors trois sillons et quatre feuillets. Le sillon supplémentaire est le plus souvent un sillon interne. Néanmoins, fait très particulier, on trouve parfois un sillon extérieur supplémentaire, remplissant exactement les mêmes fonctions que son voisin vis-à-vis du périostacum; il est moins profond et toujours extérieur au principal.

(2) Synonymes : Lame externe : feuillet coquiller (fig. XI, 1).

Lame moyenne : feuillet conchylien (fig. XI, 3).

Sillon extérieur : sillon palléal : sillon conchylien (fig. 2).

Sillon intérieur : sillon muqueux (fig. XI, 4).

Sillon interne du bourrelet marginal.

Le sillon intérieur du bourrelet marginal ne présente pas de caractères très spéciaux, il est bordé de chaque côté par une rangée de tentacules, mais ne présente, à l'intérieur, aucune formation particulière. L'épithélium qui revêt la face externe de ce sillon est remarquable par sa petite hauteur (20 μ s environ), et par la forte cuticule que portent les cellules. LIST décrit cet épithélium chez *Mytilus* et *Modiola*. D'après cet auteur on trouve chez ces Acéphales un épithélium uniformément cilié et pourvu d'une cuticule.

Chez la Gryphée nous n'avons pas observé de ciliation uniforme. Ça et là on rencontre des groupes de cellules, ou des cellules isolées, pourvues de cils vibratiles fins, mais assez longs (fig. XII). Ces cellules ne présentent pas de différences marquées avec celles qui sont dépourvues de cils. Elles sont pourtant parfois plus minces et plus effilées. La cuticule ne présente pas le même aspect et permet de se persuader que l'absence de cils n'est pas due à une mauvaise fixation. Tandis que les cellules non ciliées ont une cuticule généralement hyaline et homogène, les cellules ciliées ont un plateau cuticulaire nettement strié. Ce plateau est la continuation directe de la cuticule homogène. Il a la même épaisseur et ne s'en distingue que par sa ciliation. A d'autres endroits on trouve un épithélium complètement dépourvu de cils et présentant une cuticule assez épaisse et homogène.

LIST (1) a constaté une disposition semblable à celle que nous venons de décrire dans l'épithélium interne du manteau de la Moule : « Wie oben schon angeführt würde, ist die Bewimperung des Epithels keine vollständige, sondern einzelne Epithelgruppen sind cilienloss, andere tragen kürzere Cilien und bewegliche Pinsel. »

L'épithélium, nous l'avons dit, est bas. Il est formé de cellules cylindriques larges. Au pôle distal, sous la cuticule, sont massés des grains de pigment plus ou moins abondants, mais souvent en nombre suffisant pour remplir complètement cette région de la cellule et la rendre tout à fait opaque. Vers l'extérieur du sillon les cellules sont plus serrées et moins larges. Dans la partie basale de la cellule ou au centre, on voit un gros noyau, la plupart du temps rond, parfois allongé. Il porte un petit nucléole et quelquefois deux. Ces cellules s'insèrent sur un derme collagène parsemé de faisceaux de fibres musculaires diversement orientés.



FIG. XI. — Section radiale du manteau dans la région du bourrelet marginal. 1. Lamé externe. 2. Sillon externe, sillon du périostracum. 3. Lamé moyenne portant la rangée externe des tentacules. 4. Sillon interne, sillon muqueux. 5. Lamé interne portant la rangée interne des tentacules. 6. Région d'épithélium muqueux. 7. Région d'épithélium calcigène. 8. Région d'épithélium nacrigène. 9. Région de tissu conjonctif palléal. 10. Région d'épithélium muqueux (x 50).

(1) LIST, Die Mytiliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Mon. 27, 1902, pp. 112, 126 et 115.

Entre les cellules épithéliales, en nombre très variable, se trouvent des cellules muqueuses caliciformes, et des cellules granuleuses éosinophiles également caliciformes. Sous l'épithélium, dans le tissu conjonctif hypodermique, on trouve quelques cellules de forme allongée et irrégulière, dont un prolongement se dirige à travers l'épithélium vers l'extérieur. Ces cellules sont, la plupart du temps, des glandes muqueuses. Parfois, cependant, elles présentent le



FIG. XII. — Epithélium muqueux du sillon intérieur du bourrelet marginal, montrant l'alternance des groupes de cellules ciliées et des groupes de cellules non ciliées (x 650).

contenu granuleux des cellules granuleuses éosinophiles. Enfin, entre les cellules, dans la partie profonde de l'épithélium on constate la présence d'amibocytes (Wanderzellen), nettement reconnaissables à leur noyau coloré en noir intense par l'Hématoxyline ferrique et entourés d'un cytoplasme irrégulier et clair.

L'épithélium interne du sillon intérieur est, à fort peu de chose près, semblable à l'épithélium de la face externe de ce sillon dont nous venons de voir la constitution. Formé de cellules cylindriques basses pourvues d'un gros noyau et souvent bourrées de pigment au pôle distal, il repose sur un derme conjonctif moins épais généralement que celui de l'épithélium qui lui fait face dans le sillon. On y rencontre des cellules muqueuses caliciformes et des cellules muqueuses sous-épithéliales, de même que des cellules granuleuses éosinophiles, mais ces divers genres de cellules glandulaires sont beaucoup plus rares que dans l'épithélium interne du sillon. Le revêtement cilié des cellules est également discontinu.

Les revêtements dont nous venons de donner la constitution tapissent deux lames dentelées en tentacules. Le rôle de ces tentacules est vraisemblablement d'activer les courants d'eau qui pénètrent dans la coquille par le mouvement des cils vibratiles. Cependant on peut constater dans les revêtements que nous venons d'étudier, la présence d'éléments sensoriels sous la forme de cellules grêles, fortement ciliées, qui se prolongent à travers le derme par de fins filets entrant en connexion avec le gros nerf circumpalléal. On ne saurait parler d'organe des sens, car les éléments sont trop disséminés; cependant la grande rareté des cellules glandulaires en ces régions et la riche innervation de ces cellules permettent de conclure que le revêtement tentaculaire est un épithélium sensoriel.

Ainsi, les tentacules auraient non seulement un rôle mécanique, mais aussi un rôle tactile et peut-être encore une certaine fonction que nous ne pouvons saisir, destinée à apprécier, du point de vue particulier de l'animal, les qualités de l'eau. Par ces tentacules placés à l'entrée même de la coquille, l'animal serait renseigné à la fois sur la nature du milieu et sur

les causes diverses qui peuvent l'obliger à se renfermer dans sa coquille. Rappelons en terminant que cette position d'un épithélium sensoriel n'a rien de nouveau : le *Pecten* possède à cet endroit de véritables organes sensoriels ; les Siphonés ont, au bout des siphons des organes sensoriels morphologiquement analogues aux tentacules. Enfin MARIA CLASSING (1) décrit autour de la lame interne du bourrelet, un véritable organe sensoriel (épithélium sensoriel très différencié) chez les Aviculidés.

Si le sillon palléal intérieur est relativement simple, il n'en est pas de même du sillon interne. C'est, en effet, entre la lame extérieure et la lame moyenne du bourrelet marginal que pénètre une formation coquillière spéciale connue sous le nom de périostacum.

Le sillon extérieur du bourrelet marginal.

Si nous considérons le revêtement du sillon extérieur, nous constatons la présence de deux épithéliums différents : l'un revêt la face externe, l'autre la face interne. L'épithélium de la face externe atteint 30 mus environ. Il se montre formé, chez *Gryphea*, de cellules dont le pôle distal s'étale à la surface de l'épithélium, tandis que leur partie proximale s'effile. Le noyau est ovale ou fusiforme. Il est situé à mi-hauteur ou dans le tiers supérieur de la cellule. On y distingue un nucléole, parfois deux et de la chromatine en morceaux. La partie distale de la cellule ne paraît pas ciliée et semble dépourvue de cuticule (fig. XIII). La partie proximale de ces cellules est rétrécie et se termine, ainsi que RAWITZ l'a observé chez *Ostrea*, par un ou plusieurs prolongements filiformes (würzelförmige Ausfaserung).

L'épithélium repose sur une couche conjonctivo-musculaire peu épaisse et les prolongements de la cellule, plus ou moins épais et plus ou moins allongés, s'enfoncent dans le tissu conjonctif. Certaines préparations nous ont permis de suivre le trajet de ces racines cellulaires assez loin dans le tissu conjonctif. Elles s'insèrent sur de fines fibrilles qui, groupées en faisceaux, traversent la lame extérieure et viennent s'insérer par le même procédé sur l'épithélium extérieur. Ces fibrilles ne sont pas de nature musculaire comme on serait tenté de le penser, mais de nature conjonctive, ainsi que le montre la triple coloration de CAJAL qui les teint en bleu et non en jaune. Entre ces prolongements, dans des gaines ovalaires, se trouvent de forts faisceaux musculaires parallèles au bourrelet marginal et disposés sur une ou deux assises immédiatement sous les cellules de l'épithélium (fig. XIII). Sous ces fibres longitudinales se trouvent des fibres radiales, prolongement des muscles rétracteurs du manteau. Enfin, parmi ces éléments musculaires, dans le tissu conjonctif sous-épithélial, on trouve des cellules volumineuses, légèrement granuleuses et foncées ; elles sont parfois groupées à plusieurs, donnant l'aspect d'une glande en grappe. La nature glandulaire de ces éléments a été reconnue chez d'autres Acéphales où on les rencontre également : on est en présence de cellules muqueuses, ainsi que le montrent les colorations de PRENANT, de MASSON et le Mucicarmin. D'autres cellules muqueuses se trouvent disséminées çà et là entre les cellules de l'épithélium. Ce sont des cellules caliciformes présentant le même aspect cytoplasmique et les mêmes réactions que les glandes à mucus dont nous venons de parler. Ces deux espèces de cellules sont moins abondantes vers le fond du sillon extérieur. On constate également dans cet épithélium, en même position que les cellules muqueuses, des cellules glandulaires dont le contenu est

(1) MARIA CLASSING, Beiträge zur Kenntniss der Aviculiden. *Ien. Zeits. f. Naturw.*, LVII, 1920-24, pp. 375 et 376.

composé de gros grains ronds éosinophiles. Ces cellules sont les mêmes que celles dont nous avons eu l'occasion de parler sous le nom de cellules granuleuses éosinophiles. Enfin, entre les cellules épithéliales, dans la partie inférieure de l'épithélium, on voit de petits corps clairs, ovoïdes, présentant parfois un ou plusieurs petits noyaux ronds, granuleux, sans nucléole apparent. Ce sont des amibocytes cheminant dans l'épithélium. Dans le plasma de ces amibocytes on trouve des formations diverses : le plus souvent ce sont quelques granules colorés rappelant de près des grains de pigment.



FIG. XIII. — Épithélium du sillon externe du bourrelet marginal tapissant la lame externe (x 650).

Sur certaines préparations on trouve un épithélium différent : les cellules sont beaucoup plus larges et moins hautes; elles présentent à leur extrémité distale seulement des grains de pigment, et portent une épaisse cuticule réfringente sous laquelle se voient nettement les corpuscules basaux de la forte ciliation en brosse dont la cellule est surmontée. Leur noyau est ovale et granuleux. Au pôle proximal la terminaison fasciculée de la

cellule est peu nette et très courte, les prolongements s'insérant sur une couche collagène assez épaisse, soutenue par une fine musculature longitudinale parallèle au bourrelet marginal. Le fond du sillon ne présente aucune trace de périostracum.

Dans le fond du sillon palléal externe, brusquement et sans transition, les hautes cellules que nous venons de décrire font place à un épithélium cubique extrêmement bas au début. Il est peu distinct et MOYNIER DE VILLEPOIX semble ne pas l'avoir vu chez *Mytilus* chez qui, pourtant, il existe : « Le périostracum adhère à une couche de fibres musculaires qui parcourent longitudinalement le bourrelet palléal et s'épanouissent en éventail à son extrémité. En certains points même le périostracum semble n'être que la continuation de ces fibres musculaires avec lesquelles il est en complète connexion au fond du sillon, mais ce n'est là qu'une apparence, ainsi que l'a constaté RAWITZ. . . » (1) Ce revêtement marque le début de l'épithélium interne du sillon extérieur.

Chez tous les Acéphales étudiés on retrouve une disposition à peu près analogue; le changement d'épithélium se fait très brusquement et le fond du sillon est tapissé d'un revêtement très bas. (Cf. TULLBERG, RAWITZ, MOYNIER DE VILLEPOIX, LIST, RASSBACH.) C'est aux premières cellules plates du fond du sillon que l'on voit adhérer la partie la plus extrême du périostracum. Il reste posé sur la partie distale des cellules de ce revêtement (fig. XIV, A). La fixation provoque presque toujours un décollement du périostracum qui se trouve devenir libre dans la lumière du cul-de-sac et du sillon. Ceci est conforme à la disposition observée par les auteurs chez d'autres Acéphales. Mais on ne doit pas conclure de là qu'il n'ait pas de relation avec l'épithélium extérieur. Ça et là on voit entre ce périostracum déplacé et l'épithélium

(1) MOYNIER DE VILLEPOIX, Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. *Journ. Anat. Phys.*, 1892, p. 53.

des fibrilles de même nature que le périostracum. Rappelons qu'en certains points même il est resté en contact avec l'épithélium externe.

Le revêtement interne du sillon extérieur débute au fond des culs-de-sac par un épithélium cubique très bas, qui tapisse le fond du sillon. A mesure que l'on remonte dans le sillon les cellules deviennent plus hautes sans d'ailleurs atteindre une dimension importante; on a toujours affaire à un épithélium cubique, disposition analogue à celle que RASSBACH a décrite

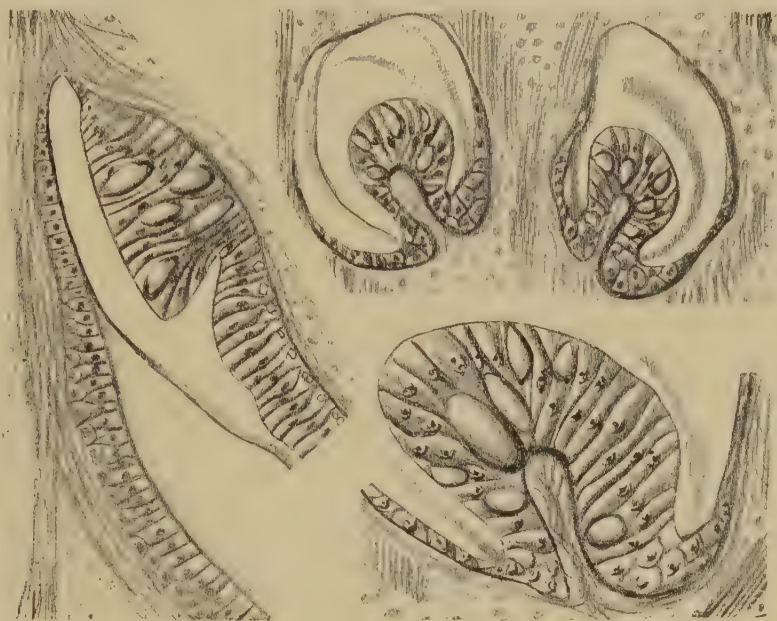


FIG. XIV. — Région profonde du sillon externe du bourrelet marginal. A gauche : coupe transversale du fond du sillon. A droite en haut : coupe transversale des culs-de-sac du périostracum (coupe tangentielle du manteau) (x 175). A droite, en bas, une saillie d'un cul-de-sac plus fortement grossie (x 300).

en détail chez *Anodonta cellensis* (1). LIST (2) prétend que les fibres musculaires s'introduisent dans l'épithélium et viennent adhérer au périostracum. En réalité, chez la Gryphée on ne constate pas autre chose que des cellules myo-épithéliales véritables fibrilles musculaires il est vrai, mais d'origine épithéliale. Ces fibrilles s'insèrent le plus souvent sur le derme sous-épithélial mais parfois semblent entrer, directement ou non, en relation avec des fibres musculaires radiales. Ces dernières ne pénétreraient donc pas, comme le pensait LIST, dans l'épithélium. Nous avons constaté que chez *Mytilus* la disposition est la même que chez *Gryphea*.

Les cellules ne présentent jamais de pigment. Elles sont très larges, parfois même plus larges que hautes et pourvues au centre d'un volumineux noyau rond et granuleux (fig. XV). Dans la région ouverte du sillon les éléments sont un peu plus hauts et le noyau légèrement ovale. La partie distale de ces cellules est très remarquable; elle présente un aspect strié perpendiculairement à la surface. TULLBERG constate cette disposition chez *Mytilus edulis* : « Bemerkenswerth bei diesen Zellen ist ihre Streifung, welche am deutlichsten an ihrem

(1) RASSBACH, Beiträge zur Kenntniss der Schale (*Anodonta cell.*) Zeitschr. f. Wiss. Zool., 1912, CIII.

(2) LIST, op. cit., p. 113.

äusseren, gegen das Periostracum liegenden Theile hervortritt und die sehr viel an die Streifung der chitineren Zellen unter dem Hummerpanzer erinnert. » (1) EHRENBAUM (2), puis MOYNIER DE VILLEPOIX (3), contestent cette observation : « Pour ma part », dit ce dernier, « je n'ai pu davantage observer la moindre striation à la surface des cellules ». RAWITZ et LIST (4, 5) confirment successivement l'observation de TULLBERG et admettent que cette disposition est en relation directe avec la formation du périostracum.

Chez *Gryphea* on trouve un épithélium rappelant tout à fait celui que les auteurs cités ont étudié chez d'autres Acéphales, notamment chez la Moule. Mais la faible adhérence et le peu de résistance du périostracum permet d'obtenir de cette région d'assez bonnes préparations. La partie distale des cellules épithéliales a incontestablement, chez *Gryphea*, un aspect strié, mais, fait qui n'est pas signalé chez les animaux étudiés par les auteurs cités, elle est surmontée d'une très forte ciliation en brosse (fig. XV). Les cils peuvent même atteindre par endroits une longueur égale à celle de la cellule qui les porte. Dans le fond du sillon ils sont le plus souvent irrégulièrement disposés, dérangement dû à la plus grande contraction de cette partie; mais à mesure qu'on remonte vers la région ouverte du sillon ils deviennent plus réguliers. Ils sont implantés sur une petite membrane qui paraît faire partie du plateau cuticulaire qui les porte. Sur certaines coupes, du fait de la fixation, la rétraction des tissus a amené un décollement de ces deux parties. Le plateau cuticulaire qui surmonte la cellule est très épais et très nettement strié. La striation, conformément à l'observation qu'a faite TULLBERG chez *Mytilus*, devient moins nette dans le corps de la cellule. Nous n'avons jamais pu la constater jusqu'à la hauteur du noyau. D'après nos observations, nous pensons que les cellules striées ne sont, chez *Gryphea* au moins, que des cellules épithéliales surmontées d'une formation cuticulaire remarquablement différenciée; cette formation cuticulaire est un plateau strié. Les stries qu'il présente ne sont pas différentes de celles qu'on observe sur tous les plateaux striés, avec cette réserve que, dans le cas présent, cette striation est remarquablement forte. La striation apparente du cytoplasme de la partie distale est due aux racines ciliaires qui s'avancent normalement à l'intérieur de la cellule; il ne nous a pas été possible de voir les corpuscules basaux, bien que sur certaines préparations colorées par la Rubine Ac. le plateau montre dans sa partie inférieure une ligne continue de points foncés qui doivent être les corpuscules basilaires. Mais les stries sont trop rapprochées pour que nous ayons pu discerner la disposition exacte de ces éléments.

Contre ce revêtement cilié, aux endroits où il n'y a pas eu de déplacements, on voit le périostracum étroitement collé à l'épithélium; la bordure ciliée semble faire corps avec lui : les cils sont alors peu distincts et ressemblent plus à une couche de matière vaguement striée qu'à un revêtement cilié. Dans ce cas la cellule épithéliale présente un pôle distal surmonté d'un mince plateau cuticulaire strié portant une série de points qui sont, comme nous l'avons vu, les corpuscules basaux de la ciliation que l'on ne distingue plus parce qu'elle semble faire partie du périostracum. On a, à ces endroits, moins les « fibres musculaires », une image

(1) TULLBERG, Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers u. der Molluskenschalen. *Kgl. Svensk. Vet. Akad.*, 1882, p. 21.

(2) EHRENBAUM, Untersuchung über die Struktur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln. *Zeitschr. Wiss. f. Zool.*, 1885, XLI.

(3) MOYNIER DE VILLEPOIX, *op. cit.*, p. 54.

(4) RAWITZ, Der Mantelrand der Acephalen : *Ien. Zeitschr. f. Naturw.*, XXII, 1888; XXIV, 1890; XXVII, 1892.

(5) LIST, *op. cit.*, p. 113.

analogue à celle que décrivent les auteurs mentionnés plus haut. Nous reviendrons plus bas sur la signification de ces diverses dispositions.

Entre ces cellules épithéliales, dans la partie supérieure du sillon, on trouve parfois quelques amibocytes avec un noyau rond, granuleux et un cytoplasme clair. Par contre, l'épithélium ne présente que fort peu de cellules caliciformes et de cellules granuleuses éosinophiles.

Dans le fond du sillon, faisant suite à l'épithélium dont nous venons de parler, se trouve, comme chez tous les Acéphales, un amas de cellules plus hautes à la suite desquelles l'épithélium change brusquement et devient l'épithélium de la face interne du sillon. Ces cellules ont été décrites chez plusieurs Acéphales dans la région profonde du sillon. Leur nombre varie suivant la région intéressée par la coupe. Elles sont groupées d'une façon très particulière qui n'a jamais, à notre connaissance été étudiée. Elles forment un revêtement hémicylindrique ou hémisphérique autour d'une saillie du tissu conjonctif (fig. XIV). Cette saillie recouverte

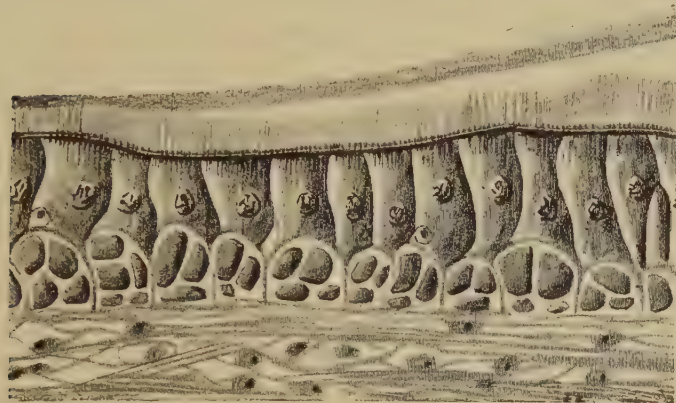


FIG. XV. — Revêtement interne du sillon externe du bourrelet marginal, surmonté du périostracum en formation (x 650).

de ces cellules, s'enfonce en dessous du niveau général du fond du sillon dans le tissu conjonctif dans un canal de section plus ou moins cordiforme. Ces saillies et les culs-de-sac qui les contiennent partiellement sont alignés côte à côte dans le fond du sillon. Ainsi le revêtement formé par ces cellules hautes n'est pas absolument continu tout le long de la gouttière paléale. Une série de coupes perpendiculaires au bourrelet marginal et transversales, montre

que ces enfoncements se terminent par un cul-de-sac et viennent, par un trajet oblique, déboucher par une large fente dans le sillon où ils ne tardent pas à se confondre avec ceux placés à côté. Entre ces appareils il y a du tissu conjonctif et de forts faisceaux de fibres musculaires. La figure XIV B montre une coupe de quelques-uns de ces appareils. On voit nettement qu'ils n'ont aucune relation entre eux. Ils sont formés d'une saillie conjonctive surmontée d'un épithélium. Leur face tournée vers le côté interne montre un épithélium bas, en continuité avec celui qui revêt la face interne du sillon. Arrivés au niveau du sillon, ces appareils s'y ouvrent; la saillie s'applique à l'épithélium interne, tandis que l'épithélium bas qui lui fait face tapisse le fond du sillon. Nous ne croyons pas qu'aucune disposition de ce genre ait été observée jusqu'ici.

Entre ces deux épithélium, dans la lumière du cul-de-sac comme aussi dans le sillon extérieur, on constate la présence d'une formation particulière (fig. XIV A et B). C'est une traînée irrégulière plus ou moins hyaline, plus ou moins homogène. Cette traînée avait été vue par KONIGSBORN (1) chez *Ostrea* et interprétée comme un périostracum en formation.

(1) VON NATHUSIUS KONIGSBORN, Untersuchungen über nicht celluläre Organismen, namentlich Crustaceen-Panzer, Molluskenschalen und Eihüllen, Berlin, 1877.

Mais TULLBERG (1) nie cette observation et fit remarquer que l'interprétation de KONIGSBORN soulève un problème qui lui paraît insoluble : « Ich, für meinen Theil, habe keine Spur von einer Solchen entdeckt, und wäre es auch schwierig zu erklären, wie eine solche existieren könnte, da der ganze Mantelsaum bei *Ostrea* so beweglich ist. Vielleicht ist es eine neugebildete, noch nicht gehärtete Schicht der Schale . . . , welche er für eine Epidermis hält. » RAWITZ (2) fait observer que, dans de nombreuses préparations, il a observé la présence d'un « epicuticula » dans le sillon externe du manteau d'*Ostrea*.

Pour notre part, nous ne pouvons que confirmer, d'après nos études sur *Gryphea*, les observations de von NATHUSIUS-KONIGSBORN et de RAWITZ, contre TULLBERG. S'agit-il vraiment d'un *epidermis* comme dit RAWITZ ? Le mot paraît impropre et, avec d'autres auteurs, nous nommerons cette formation périostracum naissant. Nous aurons l'occasion d'étudier plus bas sa constitution et sa formation et de voir comment, malgré la rétraction du manteau signalée par TULLBERG comme une objection grave, la présence de cette formation est possible. Ce périostracum naissant possède une affinité particulière pour certains colorants. Traité par le mélange Eosine-Bleu de Méthyle, il est rose vif ; par le Magenta Picro-Indigo-Carmin, il est rouge vif, ainsi que par la Fuschine Ac. L'Hématoxyline ferrique le teint en noir intense. Ces colorations sont toujours plus intenses et plus électives dans les canaux en cul-de-sac et dans la partie profonde du sillon. Sur les préparations microscopiques ce périostracum présente un trajet variable et irrégulier. Cela est dû à la contraction produite par la fixation. Il paraît bien que, sur le vivant, le sillon étant étroitement fermé, la disposition doit être plus régulière. Néanmoins, du fait qu'il adhère tantôt à l'épithélium interne (surtout au début), tantôt à l'épithélium externe, nous pouvons conclure que chez *Gryphea* au moins le périostracum naissant est en contact avec les deux côtés du sillon.

Cette disposition est différente de celle qui a été observée jusqu'ici chez les Acéphales. Le périostracum chez les Mytilidés et chez les Unionidés adhère au revêtement interne, doublé sur une partie de sa longueur d'une petite lame médiane et reste en contact avec cette lame jusqu'à son extrémité. A cet endroit il s'incurve vers l'extérieur, passe par-dessus la lame externe et se rabat sur la coquille. Il nous reste à examiner les deux revêtements qui constituent le fond du sillon extérieur et les culs-de-sac glandulaires du périostracum.

L'épithélium qui entoure la saillie conjonctive est en continuité avec celui qui tapisse la face externe du sillon extérieur. Vers le fond du sillon les éléments du périostracum deviennent plus hauts, comme nous l'avons vu. Les cellules sont groupées en éventail ; enfin, sur des coupes radiales passant entre deux culs-de-sac, on voit peu de cellules hautes dans le fond du sillon mais par contre, en dessous, enfoncé dans le tissu conjonctif, on voit le cul-de-sac glandulaire en coupe plus ou moins oblique (fig. XIV, B). Des faisceaux musculaires passent entre deux. Les culs-de-sac glandulaires ne s'enfoncent donc pas perpendiculairement au bourrelet marginal, mais ont un trajet oblique dans le tissu conjonctif sous-jacent au fond du sillon.

Les cellules du fond du sillon présentent à peu près les mêmes caractères que celles qui les précèdent, mais on n'y trouve jamais de pigment : elles sont allongées, fasciculées à leur extrémité proximale et insérées sur des fibres conjonctives qui constituent en grande partie la saillie qui les supporte. A mesure qu'on examine des cellules plus enfoncées dans le sillon,

(1) TULLBERG, *op. cit.*, p. 36.

(2) RAWITZ, *op. cit.*, III (1892), p. 186.

c'est-à-dire qu'on arrive aux cellules renfermées dans les culs-de-sac, on voit qu'elles sont **plus** fortement serrées les unes contre les autres; les faisceaux musculaires longitudinaux et les **cellules** glandulaires sous-épithéliales ont disparu. La cellule porte à mi-hauteur un volumineux **noyau** rond ou parfois légèrement ovale; certaines cellules en présentent deux. Les nucléoles sont **remarquables** par leur netteté : certains noyaux en possèdent deux ou plus.

Entre ces cellules on trouve des cellules muqueuses caliciformes en grand nombre; elles sont colorées électivement par le Bleu d'Aniline et le Vert Lumière. Le mucus évacué prend part à la formation du périostracum, comme on peut le voir sur certaines préparations. On voit dans la lumière du cul-de-sac le périostracum naissant sous la forme d'une trainée présentant souvent un aspect alvéolaire, tandis que par endroits on distingue des fragments plus hyalins de nature muqueuse; on peut voir parfois le produit d'excrétion d'une cellule muqueuse se portant contre le périostracum naissant. On rencontre également en plus ou moins grand nombre dans cet épithélium des cellules granuleuses éosinophiles en tout analogues à celles que nous avons rencontrées ailleurs. Toutefois, il faut remarquer que ce ne sont pas les cellules que nous venons de décrire qui donnent la première ébauche du périostracum. Celui-ci prend naissance contre les dernières cellules du feuillet externe au niveau du passage de cet épithélium à celui qui tapisse le fond du sillon, ainsi que nous allons le voir.

Nous devons examiner maintenant le mode de formation du périostracum dans le sillon externe.

La formation du périostracum a été l'objet d'assez nombreuses recherches chez les Mytilidés et chez les Unionidés; chez les Ostréidés il n'a jamais été étudié d'une façon complète. Malgré les grandes particularités que présente cette formation chez l'animal qui nous occupe, par rapport à la formation analogue chez les animaux étudiés, nous résumerons ci-dessous les conclusions auxquelles sont arrivés les auteurs dans les recherches qu'ils ont effectuées. NATHUSIUS-KONIGSBORN est le premier qui ait remarqué le périostracum des Ostréidés. TULLBERG, nous l'avons vu, conteste son observation et nie l'existence d'un périostracum chez *Ostrea edulis*. Cet auteur étudie le périostracum chez *Mytilus*, *Modiola* et *Margaritana*. Il arrive à cette conclusion que le périostracum est dû à une transformation des cellules, « und ist also eine wirkliche Cuticularbildung. » (1) Chez *Margaritana* il constate qu'il est « wie bei Mytilus von dem Mantelrande abgesondert und ist hier wie dort an der inneren Wand der Mantelsaumfalte befestigt. » (2) MOYNIER DE VILLEPOIX émet une opinion analogue : « L'origine première de l'épiderme est dans la zone épithéliale externe du feuillet branchial et surtout dans la région de cette zone située au fond du sillon palléal dont les cellules produisent la couche externe de la membrane originelle du périostracum... Je puis conclure... que le périostracum prend naissance au fond du sillon palléal où il est le résultat de la cuticularisation des cellules épithéliales. » (3) Quant à l'épaississement progressif du périostracum, il n'y a aucun doute qu'il ne soit « le résultat d'appositions successives du produit de sécrétion des cellules de l'épithélium adjacent. » (4) Les conclusions de LIST sont à peu près semblables : « Hiernach geht also die Periostracumanlage aus der chemische Umbildung von Epithelzellen- und Muskelzellen-Substanz hervor. » (5) Pour lui aussi, l'épaississement du périostracum est dû à la sécrétion de l'épithélium adjacent : « Oben haben wir die Nachweiss geliefert, dass das

(1) TULLBERG, *op. cit.*, p. 31. Cf. pp. 25 et 26.

(2) *Ibid.*, p. 36.

(3) MOYNIER DE VILLEPOIX, *op. cit.*, p. 54.

(4) *Ibid.*, p. 57.

(5) LIST, *op. cit.*, p. 58.

Periostracum mit dem Epithel der Aussenalte direct zusammenhangt und durch aufnahme von dessen Absonderungsstoffen bedeutend an Breite zunimmt. » (1) Ainsi les auteurs sont à peu près d'accord sur le mode de formation du périostracum chez les Unionidés et chez les Mytilidés. Avant d'exposer les observations que nous avons faites à ce sujet chez *Gryphea*, nous nous proposons de dire un mot sur la présence d'un périostracum chez un animal dont le manteau est rétractile.

Nous avons déjà dit que, malgré le doute de TULLBERG, la formation que l'on constate dans le sillon extérieur du bourrelet marginal doit être considérée comme un périostracum : seulement ce périostracum est très différent de celui de la Moule par exemple. Ce n'est pas une formation épaisse et cornée, mais une fine membrane molle. Cette membrane anhiste est composée en partie d'une matière hyaline, plus réfringente que l'eau, d'aspect muqueux et très élastique; elle rappelle d'assez près la matière que l'on peut ramasser entre l'épithélium nacrigène et la coquille de l'animal. Mais cette matière n'est pas simplement du mucus, ainsi que le montrent les colorations spéciales. La membrane que l'on trouve dans le sillon présente tantôt des stries transversales, tantôt un aspect homogène, tantôt une disposition alvéolaire. On y voit des noyaux et des amibocytes englobés dans la masse, surtout dans la partie profonde.

La caractéristique essentielle de cette formation est une grande élasticité. On pourrait par là expliquer que, lorsque le manteau se rétracte, cette formation s'étire, restant adhérente d'une part au bord de la coquille, d'autre part à l'épithélium du sillon externe. C'est, en effet, ce qui se passe et il est aisé de s'en convaincre sur un animal vivant. Cette membrane est l'homologue du périostracum des autres Acéphales en ce sens qu'elle est le produit qui va donner par durcissement un épiderme, première assise des formations calcaires et organo-calcaires de la coquille; mais elle n'est évidemment pas assimilable au périostracum des autres Acéphales comme membrane limitant la coquille et la rendant solidaire du manteau. Quoi qu'il en soit, son rôle reste le même en ce qui concerne la formation du test : seule la disposition est différente.

Le périostracum prend naissance au fond du sillon marginal, aux environs du passage des hautes cellules de l'épithélium externe du sillon palléal, aux cellules plates de l'épithélium interne. Il adhère à ces cellules par de fins prolongements de même nature que lui. Il semble qu'il soit formé de deux éléments : d'une part, du mucus plus ou moins pigmenté provenant des cellules caliciformes du sillon et des cellules muqueuses des culs-de-sac; et, d'autre part, d'une substance analogue à celle que nous avons rencontrée en étudiant la sécrétion de la nacre. Cette dernière substance de structure lamellaire ou alvéolaire semble provenir d'une décuticularisation de l'épithélium externe, surtout des hautes cellules du fond du sillon extérieur et peut-être aussi d'une apposition périodique d'une partie du plateau cilié des cellules de l'épithélium externe.

Ainsi dans ses grandes lignes la formation du périostracum se ramène au type de sécrétion déjà constaté à propos de la formation du ligament et de la formation de la nacre. Le mucus ici encore donnerait du calcaire qui, se prenant dans la masse organique du périostracum, lui donnerait, lors de sa disposition en lamelles à l'extrémité de la coquille, sa première rigidité. Les cellules muqueuses, comme nous l'avons dit, excrètent ici aussi un pigment qui donne au périostracum sa couleur brune. Enfin l'épithélium bas du fond du sillon laisse pénétrer dans la lumière de nombreux amibocytes qui sont englobés dans la masse en formation.

(1) *Ibid.*, p. 59.

L'étude du revêtement palléal de *Gryphea* nous a amené à diverses constatations dont nous devons donner ci-dessous un résumé.

Le revêtement palléal entoure entièrement le corps de l'animal comme chez les autres Acéphales. Dans sa partie antérieure il présente une différenciation épithéliale destinée à sécréter la matière du ligament et des bourrelets. Les hautes cellules qui la constituent se transforment directement, aux époques de la sécrétion, en matière organique par simple cuticularisation, tandis que quelques cellules muqueuses éparses laissent déposer le Calcium que renferme leur mucus, sous forme de Carbonate de Chaux.

Le manteau se divise ensuite en deux lobes, bordés de deux épithéliums différents : l'un interne et muqueux est composé de cellules épithéliales présentant entre elles un plus ou moins grand nombre de cellules caliciformes. Ces cellules sont normalement claires, mais peuvent présenter une charge de grains éosinophiles. Cet épithélium est cilié et provoque l'acheminement de l'eau et des particules qui viennent à son contact, après les avoir enrobées dans du mucus. L'épithélium externe sécrète la nacre. La matière organique provient de l'exfoliation des plateaux cuticularisés du pôle distal de la cellule, tandis que le calcaire est abandonné par le mucus provenant des cellules muqueuses caliciformes.

La couche des prismes des Acéphales aurait également son origine dans la dissociation du mucus amassé au bord de la coquille sous le périostracum et l'absence de ce dernier comme formation solide expliquerait l'absence de prismes dans la coquille des Ostréidés.

L'extrémité marginale du manteau est bordée tout le tour par un épaissement portant intérieurement des tentacules et présentant deux sillons. Dans le sillon extérieur prend naissance une formation élastique qui est l'analogue du périostracum des autres Acéphales et qui donne un épiderme servant de première assise aux sécrétions organo-calcaires du test. Sa formation se fait d'une manière analogue à celle du ligament et de la couche de nacre.

Enfin, l'épithélium des tentacules est richement innervé et doit être considéré, non comme un véritable organe sensoriel, mais comme un revêtement sensoriel par lequel l'animal est renseigné sur les conditions du milieu dans lequel il se trouve.

CHAPITRE IV

Systèmes musculaire et nerveux

Sans avoir l'intention de donner ici une étude approfondie des appareils musculaire et nerveux, nous nous proposons de signaler rapidement l'organisation générale de ces deux systèmes telle que nous avons pu la constater au cours de nos recherches sur *Gryphea*. Nous nous bornerons donc à résumer dans les lignes qui suivent quelques notes qui permettront de se faire une idée sur l'organisation musculaire et nerveuse des Ostréidés.

Appareil musculaire.

L'appareil musculaire de *Gryphea* est assez simple : il comprend : 1° un muscle adducteur des valves; 2° des muscles rétracteurs du manteau; 3° un petit muscle antérieur inconnu jusqu'ici.

LE MUSCLE ADDUCTEUR DES VALVES est placé sous la masse viscérale, c'est-à-dire vers les deux tiers inférieurs de l'animal et un peu dorsalement. Il va d'une valve à l'autre. Il supporte antérieurement le péricarde, ventralement les ganglions nerveux viscéraux et, dorsalement, le rectum, avec lequel il est dans les relations régulières et normales chez les Lamellibranches. Son insertion sur la coquille a la forme d'un haricot placé transversalement, le côté convexe dirigé vers la partie inférieure de la coquille. Elle présente une couleur violacée caractéristique de l'espèce. On y distingue de petites stries disposées sur plusieurs rangées et correspondantes aux insertions des faisceaux de fibres. Ce muscle sert à fermer les valves. Son action est extrêmement énergique, ce qui s'explique facilement par sa dimension et par sa position relativement éloignée du point d'articulation.

Il comprend deux parties faciles à distinguer : l'une, antérieure, est hyaline et se détache assez facilement de la coquille; l'autre, postérieure, occupe la face inférieure du muscle et l'entoure en croissant de lune. Elle est blanchâtre et plus difficile à sectionner que la partie antérieure. On la nomme ordinairement la partie nacrée du muscle, à cause de son aspect irisé et tendineux. BRONN (1), COUTANCE (2), et VON IHERING (3) ont montré que si l'on sectionnait la partie postérieure, nacrée, du muscle chez un *Pecten*, les valves se fermaient avec la même vivacité, mais ne pouvaient se maintenir longtemps dans cette position. MARCEAU (4) répétant ces expériences a montré que la partie hyaline ou vitreuse du muscle sert à la fermeture rapide des valves tandis que la partie nacrée a le pouvoir de les tenir solidement fermées. De plus, il constate que la structure des fibres musculaires confirme cette opinion. Les fibres de la partie nacrée en effet sont très allongées et constituées par un grand nombre de fibrilles courant parallèlement ou presque à l'axe de la fibre et présentant des anastomoses entre elles. Ces fibres ont un noyau situé en dehors de la masse contractile, sous le sarcolemme. En un mot, ce sont des fibres lisses et sans aucun appareil différencié en vue d'un mode particulier de contraction. Il n'en est pas de même de la partie vitreuse ou antérieure du muscle. La fibre, dans cette région, présente une structure complexe : les fibrilles y sont distribuées à la périphérie de la fibre d'une façon hélicoïdale comme un ressort autour d'un axe. Cette structure bien distincte encore de celle de la fibre striée, puisque les fibrilles semblent bien ne présenter aucune zone alternante, n'en est pas moins un grand progrès dans le sens de la contraction rapide. Cependant, les auteurs ne sont pas d'accord à ce sujet.

La fibre se présente sous le microscope comme un cylindroïde allongé et couvert de petits losanges, plus ou moins aplatis ou surélevés suivant l'état de contraction ou de relâchement du muscle. Colorée par l'Hématoxyline au fer elle montre que ces losanges sont déterminés par l'enroulement hélicoïdal de fibrilles autour de l'axe de la fibre. On a voulu voir dans cette disposition spiralee deux systèmes de fibrilles qui « décrivent autour de l'axe de la fibre deux hélices inverses de même pas ». C'est la double striation oblique de SCHWALBE (5), ENGEL-

(1) BRONN, Die Classen und Ordnungen der Weichthiere (Malacozoa) III Bd. 1. Abth. Kopflose Weichthiere. Leipsig u. Heidelberg, 1862.

(2) COUTANCE, De l'énergie et de la structure musculaire chez les Mollusques Acéph., *Bull. Soc. Acad. Brest. s. (naturelle)* VI, 1880.

(3) VON IHERING, 1878.

(4) MARCEAU, Travail mécanique des muscles d'Acéphales. *Trav. Lab. Soc. Sc. Arcachon*. Année 8., 1905, pp. 41-47.

(5) SCHWALBE, Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere. *Arch. f. Mikr. Anat.*, V, 1879.

MANN (1) et KNOLL (2). D'autres ont pensé que les fibres n'avaient qu'un seul système de fibrilles, enroulées dans un seul sens et que les losanges étaient dûs à la projection du plan inférieur sur le plan supérieur ou réciproquement. C'est la striation hélicoïdale de ANDRÆ (3) et ROHDE (4) chez les Annélides, et de FOL (5), ROULE (6) et SCHNEIDER (7), chez les Mollusques. On a également émis l'hypothèse que les losanges représenteraient l'ébauche des disques sombres Q des fibres striées. Ces losanges seraient décalés les uns par rapport aux autres, ce qui donnerait l'apparence de striation oblique. C'est la structure losangée d'ANTHONY (8). MARCEAU (9) trouve trois espèces de fibres dans la partie vitreuse du muscle adducteur des Acéphales : des fibres lisses anastomosées entre elles et à fibrilles anastomosées; des fibres à fibrilles lisses enroulées en hélice; des fibres striées diversement, soit transversalement suivant le mode type, soit obliquement, soit en chevrons, soit de plusieurs manières à la fois. Chez presque tous les Acéphales les fibres ont une section elliptique et les fibrilles y sont réparties en plusieurs assises dans toute leur masse. MARCEAU conclut que les fibrilles sont disposées en plusieurs couches et enroulées en hélice à l'intérieur de la fibre. Il ne se prononce pas sur le sens de ces enroulements mais la rétraction assez linéaire de la fibre (contrairement à la contraction en tire-bouchon de la fibre des Céphalopodes et de *Solen*), le porte à penser que ces enroulements doivent être inverses.

ARTHUR BRUCK (10), dans un travail sur les muscles d'*Anodonta cellensis* a rectifié un certain nombre d'observations faites par MARCEAU. Cet auteur admet en tout trois sortes de fibres musculaires : les fibres homogènes, lisses, striées longitudinalement; les fibres hétérogènes simples, striées tantôt longitudinalement, tantôt hélicoïdalement; les fibres hétérogènes striées transversalement, fibres striées proprement dites, caractérisées par la présence de la ligne Z. Les deux premiers types se rencontrent chez les Acéphales : la fibre homogène compose la partie nacrée des muscles adducteurs et les autres muscles du corps; la fibre hélicoïdale se trouve dans la partie vitreuse des muscles adducteurs. La fibre lisse présente des fibrilles homogènes, courant longitudinalement autour de l'axe sarcoplasmique : « Die Fibrillen sind um die Sarcoplasmaachse, die den Kern enthält, in wohl geordneten konzentrischen Ringen angeordnet. » La fibre hétérogène présente des fibrilles qui courent en hélice autour de l'axe sarcoplasmique : « Auch die heterogenen spiraligverlaufenden Fibrillen, sind meist peripher angeordnet. » Au centre de la fibre on remarque parfois des fibrilles plus grêles que les autres, que BRUCK considère comme des stades jeunes. Enfin, il constate « dass die Fibrillen alle denselben Drehungsinn haben, dass also nicht zwei entgegengesetzt drehende Fibrillensystem vorhanden sind. » Il est d'ailleurs possible, « durch langsames Senken des Microscoptubus, den Verlauf der Fibrillen auch an der Unterseite des

(1) ENGELMANN, 1881.

(2) KNOLL, 1892.

(3) ANDRÆ, 1882.

(4) ROHDE, 1885.

(5) FOL, Sur la structure microscopique des muscles des Mollusques. *C. R. Ac. Sc., Paris* 1888; Sur la répartition du tissu musculaire strié chez les divers Invertébrés. *C. R. Ac. Sc., Paris* 1888.

(6) ROULE, 1888.

(7) SCHNEIDER, 1902.

(8) ANTHONY, 1904 et Réflexions à propos de la genèse de la striation musculaire, etc. *Arch. Zool., Exp., Paris*, LVIII, 1919.

(9) MARCEAU, *op. cit.*, Cf. *C. R. Ac. Sc.*, Paris CXLII, 1906, pp. 1294-96, et *Ibid.*, CXLI, 1905, p. 278.

(10) BRUCK, Die Entstehung der spiralgestreiften Muskeln mit heterogenen Fibrillen bei *Anodonta u.* (naturel). *Unio. Zool. Anz.*, XLV, 1915. Cf. Muscles Structure bei *Anodonta*. *Zeits. f. Wiss. Zool.*, CX, 1914.

Muskels weit zu verfolgen. Mann erkennt dann dass eine Anzahl von Fibrillen in meist gleich herumlaufen ». Du travail de BRUCK ressort encore une conclusion importante : chez les jeunes Anodontes il n'existe pas de fibres striées hélicoïdalement; des fibres lisses seules assurent la fermeture rapide des valves, et ces fibres ne sont pas capables de se maintenir longtemps contractées. Ceci est en contradiction avec les observations faites chez l'adulte. Ainsi, deux fibres histologiquement semblables auraient des rôles physiologiquement opposés.

LES MUSCLES RÉTRACTEURS DU MANTEAU sont disposés dans l'épaisseur de la lame palléale libre. On les aperçoit facilement sous la forme de bandes nacrées qui courent perpendiculairement au bord du manteau. Assez disséminés dans la partie antérieure, ils deviennent plus nombreux et plus puissants dans la partie postérieure du corps; ils s'insèrent d'une part sur le pourtour de l'insertion du muscle adducteur des valves, tandis que leurs terminaisons s'avancent, comme nous l'avons vu, jusque dans les tentacules du bourrelet marginal du manteau.

Ces muscles présentent une particularité intéressante : le faisceau nacré que l'on distingue dans le manteau n'est pas entièrement formé par des fibres musculaires. Au centre de chacun de ces muscles palléaux se trouve un nerf plus ou moins considérable qui occupe souvent jusqu'à la moitié de la section totale. C'est autour de ce nerf que sont disposées les fibres musculaires dont l'ensemble forme le muscle palléal. Nous aurons l'occasion de revenir plus bas sur cette disposition. Ces muscles sont entièrement formés de fibres lisses; les fibrilles qui les composent sont, à l'état de détente, assez régulièrement parallèles entre elles : la contraction du muscle les enchevêtre. Vues à un fort grossissement elles présentent une structure uniforme et homogène.

LE MUSCLE PÉDIEUX est un petit muscle transversal qui va, à la hauteur de la naissance des branchies, d'une valve à l'autre. Il est si petit qu'il a échappé jusqu'ici à tous les observateurs; on le trouve également chez *Gryphea virginiana* et chez *Ostrea edulis*. Chez l'adulte, il se présente sous la forme d'un filament dont les dimensions, toujours réduites, varient avec les individus. On peut constater son adhérence à la valve plate en soulevant légèrement la coquille. Il cède sans résistance à une pression trop forte ou à une trop brusque introduction du couteau. Son insertion sur la valve inférieure se voit plus aisément : il suffit de soulever la masse viscérale avec précaution, pour constater un point où elle est adhérente à la coquille. Dans la plupart des cas le poids de l'animal est suffisant pour rompre ce muscle. Néanmoins, il nous est arrivé d'ouvrir des individus chez lesquels ce muscle résistait assez pour provoquer des déchirures dans l'animal.

Ce muscle s'insère sur les valves un peu dorsalement. Il laisse dans les coquilles une petite impression caractérisée par une fossette, et parfois par une teinte violacée au point d'insertion. Il traverse le capuchon céphalique à la hauteur de la naissance des lobes libres du manteau, et passe sous les sillons que déterminent les palpes labiaux par leur soudure au corps d'une part, entre eux d'autre part. Il passe ensuite immédiatement sous les ganglions buccaux. Il ressort de cette description que ce muscle antérieur est placé dans la concavité du tube digestif ramené à son plus grand degré de simplicité, c'est-à-dire qu'il occupe une position ventrale par rapport à la bouche. Il n'y a donc, morphologiquement, aucune analogie entre ce muscle et le muscle adducteur antérieur des Dimyaires. La structure de ce muscle ne présente aucune particularité; il se compose exclusivement de fibres lisses, analogues à celles des muscles palléaux et de la partie nacrée du muscle adducteur des valves.

Ce muscle, selon nous, doit être considéré comme un vestige des muscles rétracteurs du pied, vraisemblablement des rétracteurs postérieurs qui persistent seuls chez les Mono-

myaires. L'organe pédieux disparaissant chez l'adulte, les muscles qui le commandaient suivent la régression et deviennent de plus en plus courts, pour se réduire finalement à une sorte de filet musculaire allant d'une valve à l'autre. Par là s'expliquerait l'irrégularité du trajet du muscle. D'ailleurs, nous aurons l'occasion de parler plus bas d'un filet nerveux qui se trouve dans la même situation que ce muscle. Ce nerf passe sous l'œsophage et se présente comme une véritable commissure cérébroïde : on ne peut l'interpréter autrement que comme un nerf pédieux régressé. Il en est de même du muscle en question qui suit un trajet presque parallèle et que l'on doit considérer comme un rétracteur du pied. La question peut se poser de savoir si ce muscle joue un rôle quelconque; or, il est certain que, ni comme pédieux ni comme adducteur, il ne saurait avoir aucune importance; il n'est pas impossible qu'il aide dans une certaine mesure l'animal à maintenir en place la partie antérieure du corps, mais il doit surtout être considéré comme un héritage ancestral dépourvu de signification.

Appareil nerveux.

Le système nerveux de *Gryphea* n'a jamais été décrit; toutefois le genre *Ostrea*, très voisin de celui qui nous occupe, a été l'objet de quelques études. BRANDT (1) a décrit pour la première fois un système nerveux de Mollusque Bivalve Monomyaire; il avait choisi comme sujet l'Huitre comestible. GARNER (2) reprit plus tard le sujet. Enfin, parmi une série de monographies de systèmes nerveux d'Acéphales, DUVERNOY (3) donne une description courte, mais précise, de l'organisation nerveuse de l'Huitre. Chez *Gryphea* comme chez *Ostrea*, on ne trouve que deux paires de ganglions : les buccaux et les viscéraux.

LES GANGLIONS BUCCAUX, LABIAUX OU CÉRÉBROIDES sont placés à la base des palpes labiaux, c'est-à-dire à peu près à la hauteur de la naissance des branchies. On les atteint facilement en écartant les palpes et en ouvrant le canal buccal. Leur dimension est très réduite; ils se présentent sous la forme d'un amas blanc jaunâtre à contours peu définis. Une commissure facile à disséquer les réunit directement; elle s'étend de l'un à l'autre en ligne droite sous la naissance des palpes. Cette commissure pourrait être prise pour la commissure buccale, étant donné son importance et ses relations. Cependant, il n'en est rien. La véritable commissure buccale est sus-œsophagienne, très difficile à disséquer. DUVERNOY l'a décrite : « Le cordon du grand collier semble se continuer au delà du *petit ganglion labial* pour former le tronc commun du palléal antérieur et du cordon de commissure. Celui-ci se porte au devant de la bouche et la contourne en arcade. » Cette commissure naît à la partie supérieure des ganglions, un peu latéralement et suit le canal buccal jusqu'à la bouche. Peu avant d'arriver à cette hauteur elle émet des filets nerveux qui se répandent à la périphérie du corps et innervent notamment une partie de la glande génitale (fig. XVI). Quant au cordon qui réunit directement les masses ganglionnaires il doit être considéré, ainsi que l'a proposé DUVERNOY comme un *connectif cérébro-pédieux*. Malgré l'absence des ganglions pédieux, fusionnés aux ganglions labiaux, les connectifs pédieux se sont maintenus, formant un *petit collier* sous-œsophagien.

(1) BRANDT et RATZEBURG, in *Medizinische Zool.*, II, Berlin 1833.

(2) GARNER, *The trans. of the Linnean Soc. of London*, XXVII, Vol. London 1837.

(3) DUVERNOY, Mémoire sur le système nerveux des Acéphales. *Mém. Ac. Sc.*, Paris, 1854.

Le *grand collier* œsophagien est formé par les connectifs bucco-viscéraux qui prennent naissance à la partie inférieure des ganglions. Ils se dirigent vers la partie postérieure de l'animal à travers la masse viscérale formée par la glande digestive et la glande génitale. Ils courent ensuite de part et d'autre du prolongement que forme l'estomac tubulaire, passent en dedans des orifices génitaux urinaires, et, par un trajet sous-cutané, traversent une partie du tissu contenant l'organe excréteur. Puis ils contournent ventralement le muscle adducteur et aboutissent au ganglion viscéral. Le parcours de ces deux connectifs est à peu près symétrique. Pendant leur trajet à travers la masse viscérale, les connectifs émettent, notamment dans le premier tiers de leur course, des nerfs gastriques et intestinaux (fig. XVI, 3).

Outre les commissures et connectifs décrits, plusieurs nerfs se rattachent aux ganglions buccaux; ce sont des *nerfs branchiaux antérieurs*. DUVERNOY a décrit un nerf branchial antérieur qui se porte « entre le manteau et la branchie interne et semble se rendre dans cette branchie. Ce nerf branchial antérieur, qui vient du ganglion labial, et même quelquefois (dans l'Huitre) du cordon de commissure qui est en arrière de la bouche, se rend au sommet des branchies. Ce nerf a fort peu d'importance relativement au nerf branchial postérieur. » Nous avons reconnu ce nerf branchial antérieur, prenant naissance sur le connectif bucco-pédieux, en apparence du moins, car il est probable qu'il vient directement des ganglions buccaux : ce nerf n'intéresse que la base des feuillets réfléchis internes.

Il y a quatre autres filets qui s'avancent régulièrement de ces ganglions pour se porter vers le sommet des deux branchies de chaque côté. DUVERNOY a pris ces cordons nerveux pour des « brides ligamenteuses ». Ces quatre filets sont très difficiles à disséquer : ce n'est que par des séries de coupes que nous sommes arrivé à nous persuader de leur existence et à déterminer en même temps leur nature nerveuse. Ils prennent naissance à la partie inférieure des ganglions sous la forme d'un cordon unique placé dans le prolongement du connectif bucco-pédieux; puis ils se dirigent un peu en arrière et ventralement. L'un d'eux pénètre d'abord, dès la naissance des branchies, à la base des feuillets directs; l'autre continue son trajet par un passage sous-cutané sous l'espace interfoliaire et s'engage de chaque côté à la base du feuillet réfléchi soudé au manteau. Ainsi les quatre lames branchiales portent dans leurs cinq bases d'insertion un filet nerveux rattaché aux ganglions buccaux. Ces filets se logent à côté du vaisseau sanguin et gardent leur place et leur indépendance jusqu'à la terminaison des branchies (fig. XVI, br.; XVII, br.).

Au-dessous des nerfs branchiaux antérieurs naît une paire de nerfs assez importants qui se dirige vers la partie antérieure de l'animal. Ce sont les *nerfs palléaux antérieurs*. Ces cordons nerveux présentent une particularité: c'est que, dans la première partie de leur trajet, ils restent intimement accolés au petit muscle antérieur pédieux que nous avons signalé plus haut. Ils ne s'en séparent qu'au voisinage de l'insertion. Ils présentent alors un léger renflement et se divisent en deux branches dont les extrémités vont rejoindre le nerf qui court le long du bord du manteau (fig. XVI, pa.; XVII, pa.). Ventralement les ganglions buccaux donnent deux paires de *nerfs des palpes labiaux*. Ces nerfs sont les plus gros de tous ceux qui se rattachent à ces ganglions. Ils s'avancent immédiatement, chacun dans une palpe et s'y infléchissent vers la partie antérieure (fig. XVI, 1). Entre la commissure buccale et la base des palpes labiaux et parallèlement à eux, courent une paire de petits nerfs qui ont échappé à l'observation des auteurs : ce sont des *nerfs buccaux*. Ils se dirigent vers la bouche, s'infléchissent ventralement et innervent la partie céphalique de l'animal (fig. XVI, b). Une paire de petits *nerfs gastriques* partent des ganglions à leur partie inférieure en dedans des connectifs bucco-viscéraux pour se rendre dans la glande digestive et autour de l'estomac

(fig. XVI, g). En résumé, les masses ganglionnaires buccales de dimensions très réduites innervent entièrement la partie céphalique de l'animal et les palpes labiaux, et, partiellement, le manteau, les branchies et les systèmes digestif et génital.

LE GANGLION VISCÉRAL est situé contre la partie ventrale du muscle adducteur postérieur des valves. Il est formé de deux ganglions soudés entre eux ainsi que le prouvent les paires de nerfs qui en émanent (fig. XVI, V). D'ailleurs, la soudure n'est pas complète et l'on peut retrouver sur une coupe les deux parties qui le constituent. Ce ganglion est placé médianement et tout à fait à la périphérie, en sorte qu'il n'est couvert que par une mince membrane. Il est beaucoup plus important que le ganglion buccal, tant par son volume que par l'importance des nerfs qui s'y rattachent. Nous pourrions grouper ces nerfs comme suit :

Un *connectif bucco-branchial* dont nous avons suivi le parcours quitte le ganglion par un bulbe de forte dimension. Un second bulbe se trouve placé à côté et en dehors, soudé au premier sur une certaine longueur : c'est la naissance du *nerf branchial postérieur* (fig. XVI, Br.; XVII, Br.). Ce nerf remonte vers la partie antérieure de l'animal, cheminant au voisinage du connectif, mais toujours en dehors par rapport à lui et passe en dehors des orifices génitaux urinaires; mais au lieu de s'engager dans l'appendice pylorique, il reste dans les tissus qui le bordent. Il longe ensuite le corps presque à nu jusqu'à la hauteur où les feuillets directs des branchies se soudent au corps. A cet endroit, le nerf se coude brusquement, pénètre dans la base des feuillets branchiaux directs et revient

sur ses pas, c'est-à-dire gagne la partie postérieure des branchies. Durant tout son trajet dans les branchies il est logé dans un vaisseau et demeure distinct du nerf branchial antérieur qui parcourt le même chemin que lui. A partir du coude du nerf branchial postérieur rayonnent un grand nombre de filets ténus qui se dirigent vers les bases des branchies situées en avant.

Dorsalement, le ganglion émet une paire de gros *nerfs du muscle adducteur* et un certain nombre de filets; ils s'engagent entre la partie nacrée et la partie fibreuse du muscle. Ces nerfs se distribuent à l'intérieur du muscle à tous les faisceaux de fibres (fig. XVI, m).

Inférieurement le ganglion émet une paire de filets nerveux qui, partant du centre du ganglion, contournent le muscle et vont innervier l'anus : ce sont les *nerfs anaux* signalés chez les Anodontes et inconnus jusqu'ici chez les Ostréidés (fig. XVI, a).

Une autre paire de filets naît à la partie antérieure du ganglion au voisinage du connectif

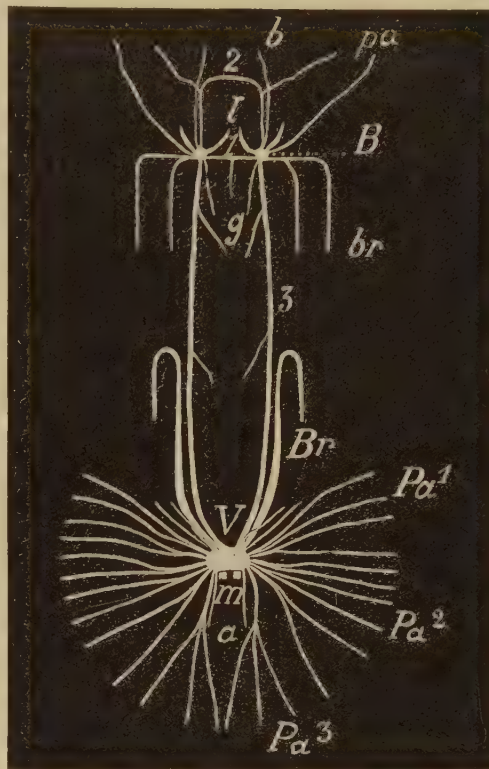


FIG. XVI. — Schéma du système nerveux de *Gryphea*; 1. Commissure pédieuse; 2. Commissure cérébroïde; 3. Connectifs bucco-viscéraux; b. Nerfs céphaliques; pa. Nerfs palléaux antérieurs; g. Nerfs gastriques; br. Nerfs branchiaux antérieurs; Br. Nerfs branchiaux postérieurs; Pa. Nerfs palléaux; m. Nerfs du muscle adducteur; a. Nerfs anaux; B. Ganglions buccaux; V. Ganglions viscéraux fusionnés.

bucco-viscéral. Ce sont des *nerfs cardiaques*. Ils innervent principalement le cœur, accessoirement l'organe excréteur et, d'après DUVERNOY, se perdent dans le manteau (fig. XVI).

Enfin, une série de nerfs arrive latéralement au ganglion, depuis le départ des nerfs branchiaux jusqu'au départ des nerfs anaux. Ce sont les *nerfs palléaux* qui s'insèrent sur le ganglion par l'intermédiaire de troncs nerveux plus ou moins volumineux. On n'en compte pas moins de six paires que nous diviserons, bien qu'elles aient toutes la même valeur, en trois groupes. Le premier groupe s'insère à la partie inférieure du ganglion; il est représenté par une paire de nerfs qui contourne le muscle en dehors des nerfs anaux. Ce sont les troncs palléaux postérieurs : ils donnent tous les nerfs radiaux du manteau de la région postérieure et dorsale. Ces nerfs radiaux du manteau ou *nerfs palléaux* proprement dits, aboutissent à un

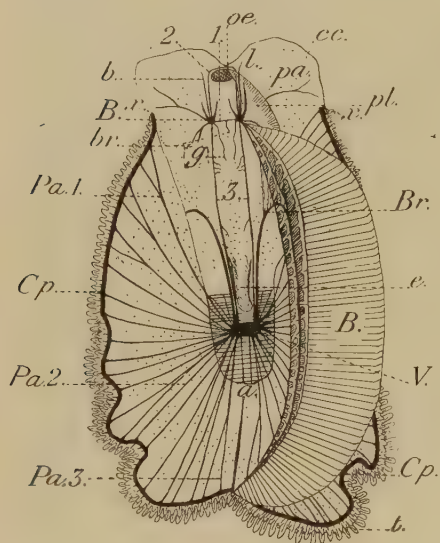


FIG. XVII. — Système nerveux de *Gryphea*. — œ. Œsophage; cc. capuchon céphalique ouvert; 1. Commissure pédieuse; 2. Commissure cérébroïde; l. nerfs labiaux; b. Nerfs buccaux; x. Région de la jointure des lobes du manteau; pl. Palpe labial; B. Ganglions buccaux; br. Nerfs branchiaux antérieurs; g. Nerfs gastriques; Pa.1. Nerfs palléaux antérieurs; 3. Commissure bucco-palléale; Br. Nerfs branchiaux postérieurs avec les filets nerveux qui émanent du coude de ce nerf; Cp. Nerf circumpalléal; e. Appendice pylorique contenant l'estomac tubulaire et une partie de l'intestin; B. Branchies; Pa.2. Nerfs palléaux moyens; a. Nerfs anaux; V. Ganglion viscéral; Pa.3. Nerfs palléaux postérieurs; t. Tentacules.

antérieurs et, tout le long de son parcours, les nerfs palléaux issus des ganglions viscéraux; d'autre part, il émet des filets nerveux dans le bourrelet marginal et spécialement dans les tentacules.

Ce nerf circumpalléal existe chez *Pecten*, *Anomia*, *Lima*, etc. Chez *Pecten*, il innervait les pédicules oculaires qui garnissent le bord du manteau. Il semble donc avoir une importance particulière. Nous croyons, avec DUVERNOY, qu'on doit le considérer comme un nerf

nerf marginal périphérique du manteau; ils sont entourés durant tout leur trajet dans la lame palléale par des fibres musculaires qui constituent les muscles rétracteurs du manteau. Trois autres paires de troncs nerveux quittent le ganglion latéralement : nous les nommerons troncs palléaux moyens : ils donnent de la façon indiquée ci-dessus tous les nerfs palléaux de la région ventrale moyenne du manteau (fig. XVI et XVII, Pa2). Deux autres paires de nerfs émanent du ganglion, toujours sur les côtés, mais se dirigent vers l'avant : ce sont les troncs palléaux latéraux qui donnent les nerfs palléaux antérieurs (fig. XVI et XVII, Pa1).

En résumé, le ganglion viscéral innerve principalement les branchies et le manteau; il donne également des nerfs au muscle, à l'organe excréteur, à la glande génitale, au cœur et à l'anus.

Les nerfs palléaux, nous l'avons vu, aboutissent à un nerf qui court tout le long du manteau à la partie inférieure du bourrelet marginal et au voisinage du vaisseau sanguin (fig. XVII, Cp). Ce nerf est énorme; c'est de beaucoup le plus gros de l'animal. Il a reçu le nom de NERF CIRCUMPALLÉAL. Son trajet est très simple : il fait le tour des lobes du manteau depuis leur soudure antérieure ventrale jusqu'à leur soudure antérieure dorsale. En ces deux endroits le nerf d'un lobe rejoint celui de l'autre (fig. XVII). On peut imaginer le trajet de ce nerf comme un anneau fortement elliptique replié sur lui-même selon son petit axe. Il reçoit en avant les nerfs palléaux

ganglionnaire, c'est-à-dire un nerf jouant le rôle de ganglion et tenant lieu d'une chaîne ganglionnaire; sa structure d'ailleurs rappelle beaucoup celle des ganglions. Cette disposition paraît avantageuse pour la bonne innervation d'un organe aussi indispensable que le manteau. Il faut se rappeler que seul le manteau met l'animal en relation avec le monde extérieur. Il est probable, comme le pense DUVERNOY, que ce nerf circumpalléal doit être commun à tous les Acéphales dont le manteau est largement ouvert. Nous ajouterons qu'il doit être de règle chez les Monomyaires, chez lesquels les ganglions buccaux sont trop réduits pour assumer, comme ils le font chez l'Anodonte par exemple, l'innervation du manteau antérieur par un réseau de nerfs anastomosés avec les palléaux inférieurs.

Peut-être doit-on aussi considérer comme ganglionnaire avec l'auteur cité ci-dessus, le nerf branchial inférieur. Sa structure rappelle par endroits celle des ganglions. Toutefois, il est loin d'avoir l'importance du nerf circumpalléal, et, quand même il serait ganglionnaire sur la première partie de son trajet, on ne serait pas en droit de voir en lui un organe jouant le rôle de ganglion, mais tout au plus un nerf prolongeant partiellement le ganglion auquel il se rattache.

En résumé, le système nerveux de *Gryphea* et des Ostréidés comprend trois masses nerveuses centrales d'où rayonnent des nerfs : une masse buccale, extrêmement réduite, une masse viscérale très développée et une masse circumpalléale formant un cordon ganglionnaire périphérique au manteau. Nous nous proposons, dans les chapitres suivants d'étudier l'appareil digestif et les organes qui s'y rattachent.

CHAPITRE V

Appareil digestif

I. — Palpes labiaux.

La disposition des organes digestifs de *Gryphea* ne présente pas de particularités, non plus d'ailleurs que leur structure. On trouve chez cet animal tous les caractères courants chez les Lamellibranches. Aussi passerons-nous rapidement sur les descriptions morphologiques, nous bornant à rappeler la forme et le trajet des organes. Par contre, au cours de cette étude nous serons amené à envisager un certain nombre de questions générales, dont la solution admise est souvent peu satisfaisante. Nous nous efforcerons de montrer ce qui, chez *Gryphea*, peut apporter quelque lumière à leur compréhension.

La succession des organes depuis la bouche jusqu'à l'anus indique l'ordre dans lequel on peut naturellement procéder à leur étude. Aussi exposerons-nous d'abord quelques considé-

rations sur les palpes labiaux, puis sur l'œsophage, l'estomac avec ses divisions, l'intestin et le rectum avec l'anus. Ensuite nous étudierons la disposition de la glande digestive connue sous le nom de foie.

LES PALPES LABIAUX sont des organes charnus qui entourent la bouche et se prolongent vers la partie inférieure jusqu'à la hauteur de la naissance des branchies. Ces appendices sont au nombre de quatre : deux à droite et deux à gauche, donnant une paire externe et une paire interne; ou encore deux au-dessus de la bouche et deux au-dessous, formant une paire supérieure et une paire inférieure.

Les palpes sont une formation commune à tous les Lamellibranches et ne présentent pas de différences remarquables entre les diverses espèces. Aussi nous bornerons-nous à rappeler qu'ils ont la forme d'un triangle ayant un angle obtus et sont insérés au corps par un des côtés de cet angle. La valeur de cet angle peut varier : chez *Mytilus* il est très obtus et la palpe prend la forme d'une languette; chez *Gryphea* il est moins ouvert et la palpe a nettement une forme triangulaire.

Chez *Ostrea*, les deux palpes externes sont soudés entre eux par leur bord interne sur une partie de leur longueur; ils recouvrent ainsi la bouche devant laquelle ils forment une espèce de rideau. Une telle disposition ne se rencontre pas chez la Gryphée; les palpes ne présentent aucune coalescence et sont, dès le début, indépendantes les unes des autres. Cette particularité est en rapport avec la forme de la partie céphalique de l'animal. Tandis que chez *Gryphea* le capuchon céphalique est très développé et recouvre en partie les palpes (cf. p. 5), chez *Ostrea* il est très court. Or, nous verrons qu'il est utile pour l'animal de posséder un rideau qui masque antérieurement l'orifice œsophagien en déterminant une sorte de pharynx. Cette disposition est réalisée par le lobe ventral du capuchon céphalique chez *Gryphea* et par la coalescence des palpes supérieures chez *Ostrea*.

Les faces extérieures des palpes externes et les faces intérieures des palpes internes sont lisses. Il n'en est pas de même des faces opposées, qui présentent des stries transversales très marquées. Contrairement à ce qu'on observe chez *Mytilus*, et conformément à la disposition courante, ces stries occupent toute la largeur de la palpe.

Par leur accollement réciproque, la palpe externe et la palpe interne déterminent une sorte de gouttière striée qui conduit à la bouche. Rappelons enfin que de chaque côté, comme chez tous les Acéphales, les branchies s'engagent en partie dans la gouttière striée.

Les palpes labiaux sont formées d'une masse de tissu conjonctif bordée par deux épithéliums différents. Les faces lisses des palpes (faces externes des palpes supérieurs et faces internes des palpes inférieurs) présentent un épithélium bas, peu cilié, tandis que les faces opposées, faces striées ont un épithélium haut, fortement cilié et présentant certaines différenciations (fig. XVIII).

L'ÉPITHÉLIUM QUI RECOUVRE LES FACES LISSES présente, comme THIELE l'a fait remarquer, trois espèces de cellules : des cellules épithéliales, des cellules caliciformes muqueuses et des cellules caliciformes éosinophiles. Ce revêtement rappelle donc par sa constitution ceux que nous avons rencontrés dans le manteau et plus spécialement l'épithélium nacrigène. Comme ce dernier, c'est un épithélium presque cubique, mais il est pourvu d'une mince cuticule hyaline et ciliée. Les cils sont extrêmement fins et il semble que, par endroit, la cuticule en soit dépourvue. De plus, l'aspect général de cet épithélium n'est pas le même que celui de l'épithélium nacrigène : tandis que celui-ci est régulier, celui-là présente des cellules de hauteurs très variables, en sorte que la cuticule est très sinueuse.

Les cellules épithéliales sont ordinairement à peine plus hautes que larges; toutefois, elles peuvent être accidentellement tellement comprimées par les cellules glandulaires, qu'elles prennent un aspect très effilé. Elles renferment un assez gros noyau contenant de petits grains de chromatine, mais ne présentant jamais de nucléole. Ces cellules supportent à leur partie distale la cuticule que nous avons décrite, tandis que leur partie proximale repose sur un mince derme conjonctif.

Entre ces cellules, et en plus grand nombre qu'elles, on voit des cellules caliciformes. Ces cellules caliciformes ont été décrites par THIELE (1). Il constate que certaines sont « durch einen starck körnigen Inhalt ausgezeichnet », tandis que les autres présentent « ein netzartige Zeichnung im Inneren ». Il se demande si cette différence est réelle ou bien si elle est provoquée par les agents fixateurs (mit Chromsäure). LIST établit nettement la distinction : on est en présence de cellules caliciformes qui contiennent, les unes des granules éosinophiles, les autres « Sogenante Mucin, d. h. eine schleimige Substanz die sich Mucicarmin, Hämalan, Methylgrün, etc., stark färbt. » (2)

Le premier type de cellule caliciforme se rattache à celui que nous avons rencontré en étudiant les épithéliums palléaux : ce sont des cellules granuleuses éosinophiles, nettement reconnaissables à leurs affinités pour certains colorants et à leur contenu fortement granuleux. Elles ne présentent dans l'épithélium des palpes aucune particularité. Comme ailleurs ce sont des cellules plus ou moins renflées ou allongées, complètement remplies de granules plus ou moins grosses, colorables en noir par l'Héματοxyline au fer et en rouge par la Fuch sine et l'Éosine, et pourvues dans leur partie proximale d'un noyau plus ou moins rond sans nucléole apparent.

Le second type de cellule caliciforme représente la cellule muqueuse. Ces cellules sont le plus souvent globuleuses et très larges. Elles ont toutes les caractéristiques que nous avons déjà eu l'occasion de décrire plus haut à propos des épithéliums palléaux. Aussi, nous bornons-nous à constater que dans cet épithélium des palpes elles ont une très grande dimension. Très renflées, plus cubiques que caliciformes, elles sont fréquemment plus larges que hautes. La cuticule recouvre la partie distale de ces cellules tout comme celle des cellules épithéliales. Vers le fond de la cellule et sur le côté, on voit souvent un petit noyau accolé à la paroi et très allongé. Les deux espèces de cellules que nous venons de décrire, cellules muqueuses et cellules granuleuses éosinophiles ont entre elles, dans les palpes, les mêmes rapports que dans les épithéliums palléaux (cf. p. 11).

L'épithélium est soutenu par des fibres musculaires radiales, longitudinales et transversales. Cette musculature est assez développée, mais beaucoup moins puissante que celle qui soutient les épithéliums palléaux.

L'épithélium que nous venons de décrire passe insensiblement du côté de l'insertion du palpe au corps, au revêtement du corps de l'animal qui lui ressemble d'ailleurs beaucoup. Du côté libre des palpes au contraire, par une transition assez brusque qui a lieu un peu avant le bord de la face lisse, l'épithélium cubique passe à un épithélium très haut qui tapisse toute la face striée, saillies et sillons, des palpes labiaux. Pour la clarté de l'exposé, nous étudierons successivement la disposition des revêtements depuis la pointe inférieure des palpes jusqu'à la bouche.

(1) THIELE, Die Mundlappen der Lamell, *Zeits. f. Wiss. Zool.* XLIV, 1886, p. 252.

(2) LIST, Die Mytiliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XVII *Monogr.*, 1902, p. 246.

Le revêtement des faces opposées des palpes entoure les saillies transversales dont nous avons constaté l'existence, dans la partie inférieure des palpes. Ces saillies prennent naissance peu après le bord inférieur; dans la partie supérieure, aux environs de la bouche, elles disparaissent et l'épithélium se continue, tapissant un vestibule pré-œsophagien, ouvert des deux côtés, qui, d'ailleurs, n'a rien de remarquable. Au delà ce vestibule se ferme et on est en présence de l'œsophage. Cet épithélium qui fait suite au revêtement cubique de la face lisse des palpes est un épithélium cylindrique de hauteur moyenne. Il recouvre le bord libre du palpe. Peu après commence une série de replis du tissu conjonctif que l'épithélium tapisse entièrement : ce sont les saillies transversales. Autour de ces saillies l'épithélium subit les modifications qui sont d'ailleurs les mêmes pour toutes. Nous aurons donc à décrire successivement l'épithélium cylindrique du bord des palpes, celui de la face inférieure des saillies et celui de leur face supérieure.

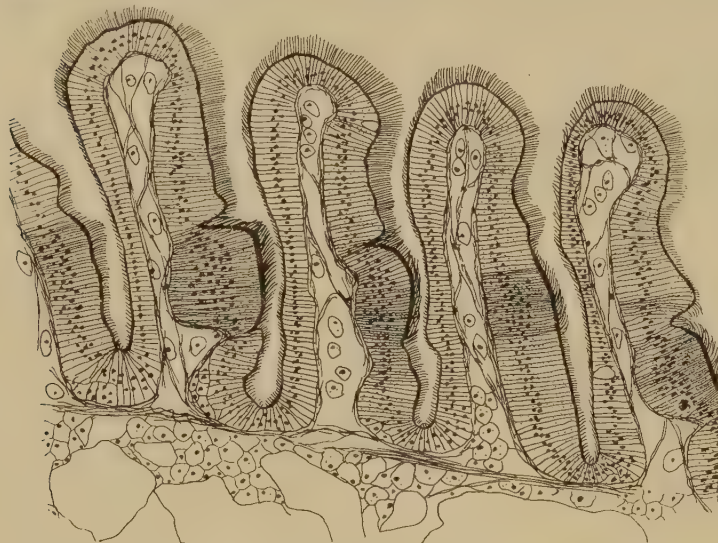


FIG. XVIII. — Coupe sagittale d'un palpe, intéressant l'épithélium de la face striée et montrant quatre stries avec les divers revêtements qui les bordent (x 175).

Ils constatent que les cellules qui le constituent sont très hautes et pourvues de forts cils. THIELE et LIST chez les Mytilidés décrivent, en outre, des cellules glandulaires; enfin THIELE, à la suite de FLEMMING, voit des cellules sensorielles que LIST ne retrouve pas d'une façon certaine.

Nos recherches nous ont amené à constater que l'épithélium cylindrique du bord des palpes est composé de cellules épithéliales de hauteur moyenne et très effilées; ces cellules renferment à mi-hauteur un petit noyau très allongé et portent à leur partie distale, quelque peu élargie, une cuticule fortement ciliée. Entre ces cellules se rencontrent en très grande abondance des cellules muqueuses; comme dans l'épithélium de la face lisse, elles sont très larges et renflées et forment parfois la majeure partie de l'épithélium.

Peu après le bord libre du palpe commencent les saillies. L'épithélium qui recouvre la face inférieure de ces saillies est formé presque entièrement de cellules épithéliales cylindriques de hauteur moyenne (60 μ s) (fig. XVIII). Ces cellules portent à mi-hauteur un noyau ovale très chargé en chromatine, mais ne présentant pas de nucléole : elles sont insérées sur une mince membrane conjonctive. Leur pôle distal est surmonté d'une cuticule peu épaisse portant des cils fins et relativement courts. Entre elles se trouvent des cellules glandulaires analogues à celles que nous avons rencontrées ailleurs : cellules muqueuses et cellules granuleuses éosinophiles. Il est des cellules caliciformes qui ont un contenu assez opaque et finement granuleux; traitées par un mélange Bleu de Méthyle-Éosine, elles laissent voir que les fins granules dont elles sont chargées sont éosinophiles. Malgré leur aspect assez particulier et différent assez souvent nettement de celui de la cellule granuleuse éosinophile type, ces

L'ÉPITHÉLIUM QUI RECOUVRE LA FACE STRIÉE des palpes a été étudié par divers auteurs.

cellules doivent être considérées comme étant du même type que ces dernières; nous avons trouvé des éléments analogues dans certains épithéliums palléaux : le seul fait remarquable est donc qu'elles se présentent presque toujours sous cet aspect finement granuleux et rarement sous la forme granuleuse courante.

La partie extrême de la saillie est recouverte par un épithélium qui fait suite sans changement brusque avec l'épithélium que nous venons de décrire. Les cellules épithéliales qui le composent entièrement deviennent progressivement plus hautes à mesure que l'on approche de la face supérieure de la saillie et gardent, jusqu'à mi-hauteur du sillon, la même allure (fig. XVIII). Ce sont des éléments cylindriques très allongés (120 μ) et très régulièrement arrangés. Ils s'insèrent sur un derme très mince de nature conjonctive. A mi-hauteur ou dans le tiers inférieur ils présentent un noyau ovale sans nucléole, mais chargé de chromatine en fragments. Ce noyau n'est pas différent de celui des cellules de la face inférieure des saillies. La partie distale est finement striée longitudinalement, striation due aux racines ciliaires. La cellule en effet est surmontée d'une remarquable cuticule striée et ciliée; les cils sont très longs et très forts. Ils traversent le plateau et viennent s'insérer sur de puissants corpuscules basilaires dont la juxtaposition offre l'aspect d'un gros cordon sous-cuticulaire, tandis que leurs racines s'avancent dans le cytoplasme jusqu'au voisinage du noyau.

THIELE signale des cellules nerveuses chez les Mytilidés : « Zwischen den Wimperzellen liegen in grosser Zahl Sinneszellen, namentlich in der Spitze der Leisten. » (1) Sans pouvoir nier l'existence de ces cellules chez *Gryphea*, nous devons constater que nous n'avons jamais pu nous assurer de leur présence. Chez les Najadés THIELE remarque des « Schmale, dunkel tingirte Kerne » et il admet « dass sie Sinneszellen angehören ». Ces noyaux sont parsemés dans l'épithélium (1). Nous avons également rencontré sur nos préparations des noyaux ronds ou ovales, plus petits que ceux des cellules épithéliales et placés souvent au-dessus d'eux, mais rarement plus bas. Ces noyaux sont vivement colorables, sans nucléole, chargés de chromatine en morceaux et paraissant entourés d'une membrane assez forte. Sont-ce là les noyaux que THIELE considère comme éléments de cellules nerveuses? Cette interprétation est peut-être admissible, mais rien ne nous autorise à la recevoir d'une façon certaine : ces noyaux pourraient aussi bien appartenir à d'autres éléments, peut-être à des amibocytes, mais plus probablement à des cellules dégénérées.

Les cellules glandulaires sont assez rares dans cette partie de l'épithélium des palpes. La région profonde de la face supérieure des saillies montre un épithélium de même nature, mais moins régulier et moins haut. Le changement se fait au niveau d'une espèce d'invagination de l'épithélium formant, à mi-chemin de cette face ou dans son tiers inférieur, une sorte de rigole. Cette dépression de l'épithélium a été signalée par THIELE : « Dort zeigt sich eine schwache Einbuchtung des Epithels, zu welcher zahlreiche Fasern (wohl Nerven) treten. » (3) Pour notre part, nous ne croyons pas du tout que les fibres qui s'insèrent sur la membrane conjonctive sous-épithéliale à cet endroit, soient de nature nerveuse; il semble que ce sont de simples fibres conjonctives.

L'épithélium passe ensuite progressivement au revêtement de la face inférieure de la saillie suivante (fig. XVIII).

Disons enfin que nous n'avons pu constater, sur aucune préparation, la présence de bâtonnets de soutien analogues à ceux que l'on rencontre dans les branchies. THIELE les a décrits et figurés chez divers Acéphales : « In dem Leisten erstrecken sich von der Verwachsung-

(1) THIELE, *op. cit.*, pp. 252 et 253.

gslinie mit der Hautfalte eigenthümliche Stäbschen von modificierter Bindesubstanz... Dieselben entsprechen in ihrem Verhalten zu Tinktionsmitteln durchaus den sogenannte « Chitinstäbschen » in den Kiehme. » (1) LIST constate également leur présence chez les Mytilidés (2). Ces formations font complètement défaut chez *Gryphea*. Les saillies ne sont soutenues que par une assise de fibres musculaires qui parcourent le palpe de haut en bas.

Il nous reste à dire un mot du tissu qui forme la masse du palpe : c'est un tissu CONJONCTIF rappelant assez celui que nous avons rencontré dans les lames palléales.

Ce tissu a été étudié avec assez de détails par THIELE et par LIST. Ces auteurs constatent que la majeure partie du tissu conjonctif est constituée par des cellules volumineuses, les « Langer'schen Blasen », qui représentent les « Schleimzellen » de FLEMMING : « Die grossen blasigen Zellen besitzen nur wenig Protoplasma, es strahlt meist radiär in feinen körnige Zügen um den centralen, nach THIELE der Wand anliegenden Kern peripher aus. » (2) Le noyau présente un petit nucléole et peu de chromatine. Ces Langer'schen Blasen ou cellules globuleuses manquent dans les saillies. Entre leurs parois passent fréquemment des fibres musculaires.

On distingue aussi des « Plasmazellen », cellules plasmatiques (Rundzellen de KOLLMANN), dont le protoplasme est granuleux et un peu éosinophile. LIST confirme l'opinion de FLEMMING contre KOLLMANN, que le sang ne circule pas dans les Langerschen Blasen, mais il établit de plus, contre FLEMMING, que ce n'est pas non plus entre eux, dans l'« Inter-cellular-substanz » qu'il circule, mais bien dans des vaisseaux spéciaux. Enfin LIST prétend que les cellules allongées que l'on rencontre entre les cellules globuleuses et sous les épithéliums ne sont pas, comme le voulait THIELE, des cellules fusiformes (Spindelzellen), mais des cellules musculaires (3).

Chez *Gryphea* nous constatons la présence, dans la masse conjonctive qui forme le palpe, de tous les éléments décrits par THIELE et LIST. Les cellules globuleuses forment la majeure partie de cette masse et répondent aux caractéristiques données par les auteurs cités. Ces cellules globuleuses peuvent se charger de globules de graisse de grosseur très variable et en nombre plus ou moins grand. L'aspect de la cellule se trouve alors assez fortement modifié (cf. fig. II).

L'assertion de LIST contre FLEMMING que le sang ne peut circuler entre les cellules globuleuses, ne nous paraît pas complètement exacte. Sans doute, les cellules globuleuses sont trop serrées les unes contre les autres pour laisser passage au sang, mais à tout moment elles laissent entre elles de véritables lacunes intercellulaires, les unes assez grandes, les autres petites à travers lesquelles le sang peut cheminer comme en de vrais capillaires. Enfin LIST veut que les cellules dont THIELE a donné la description comme cellules conjonctives (Spindelzellen), soient en réalité des cellules musculaires. Pourtant la description de THIELE est très précise : « Die Fasern, welche einzeln das Gewebe durchziehen, sind wohl meist nicht als Muskeln auszusehen, sondern als Bindegewebszellen zugehörig, da oft der den Kern umgebende Theil andere unregelmässige Fortsätze aussendet und sich dadurch als « Spindelzellen » dokumentirt. » Certes, il est possible que THIELE n'ait pas porté une attention assez grande aux fibres musculaires répandues dans le tissu conjonctif; il n'en demeure pas moins qu'entre les cellules globuleuses et sous les épithéliums on trouve des cellules fusiformes appartenant

(1) THIELE, *op. cit.*, p. 252, 253 et 255.

(2) LIST, *op. cit.*, p. 248.

(3) LIST, *op. cit.*, p. 247.

au tissu conjonctif. Dans les colorations par l'Hématoxyline, l'Éosine et le Vert Lumière, si l'on exagère un peu l'action du Vert Lumière, on arrive à colorer ces cellules d'un violet presque vert, tandis que les fibres musculaires gardent un ton brun rouge très franc.

On trouve enfin çà et là des petites cellules rondes : ce sont des cellules plasmatiques qui ressemblent fort à des globules sanguins, mais s'en distinguent dans certaines colorations, par exemple Éosine-Vert Lumière, où elles prennent une teinte rouge franc, tandis que les globules sont verdâtres. D'autres éléments dans ce tissu conjonctif correspondent aux cellules étoilées, « Sterförmigezellen » de THIELE et de LIST, mais peuvent aussi bien être rapportées au type des cellules fusiformes.

Dans les saillies le tissu conjonctif est très lacuneux ; les cellules globuleuses manquent complètement : des cellules fusiformes, des fibres musculaires et conjonctives diverses forment à elles seules ce tissu. Signalons encore la présence de cellules plus ou moins rondes groupées en assez grand nombre à la base de certaines saillies et que nous aurons l'occasion de retrouver plus loin dans la région œsophagienne. Elles ont un noyau rond, chargé de chromatine et sans nucléole. Ces cellules ressemblent fort aux « Schleimzellen » de LIST. Enfin, au milieu de tous ces éléments et cheminant entre eux en nombre plus ou moins grand, se trouvent des globules sanguins.

Le rôle des palpes labiaux n'est pas malaisé à déterminer : ils servent principalement à conduire vers la bouche les aliments dont l'animal doit se nourrir. On sait depuis longtemps que chez tous les Acéphales les matériaux destinés à servir de nourriture sont arrêtés par les branchies qui jouent ainsi à la fois un rôle respiratoire et nourricier. De là, ils sont peu à peu acheminés par l'activité des cils vibratiles, jusqu'à la terminaison supérieure de cet organe. Or, nous savons que la pointe extrême des branchies est engagée entre les deux palpes labiaux d'un même côté.

Les faces striées des palpes, qui se trouvent ainsi de chaque côté en contact avec des branchies, se chargent alors d'acheminer vers l'ouverture buccale toutes les particules que les branchies ont arrêtées. Mais parmi les matériaux filtrés par les branchies il en est qui sont impropres à la nutrition de l'animal. THIELE (1) a constaté que les palpes se chargent de procéder à une sorte de triage des aliments. Il y aurait, d'après cet auteur, dans les palpes, deux courants contrariés qui auraient pour effet de trier les particules alimentaires. Une partie de ces éléments serait acheminée vers la bouche, tandis qu'une autre serait, à un moment donné, rejetée par une brusque contraction des palpes, puis évacuée au dehors par une rapide occlusion des valves.

Ce triage se fait vraisemblablement d'une façon purement mécanique et il ne saurait être question d'un choix de la nourriture par l'animal. Nous n'avons pas pu constater la présence de cellules sensorielles dans les palpes, ce qui semble indiquer que ces appendices doivent être considérés avant tout comme des organes mécaniques. Toutefois, il convient de n'être pas absolu sur ce point car les palpes possèdent une très riche et puissante innervation directement rattachée aux ganglions cérébroïdes et qui doit avoir un rôle particulier à jouer.

La disposition spéciale de la face striée des palpes fait penser que cette région doit être occupée à la fonction de triage. Tandis que les particules, forcées de pénétrer dans les sillons transversaux, sont triées par la face supérieure de la saillie, elles sont en même temps agglomérées par la sécrétion des glandes muqueuses de la face inférieure. Les particules destinées à l'alimentation sont alors drainées dans le fond du canal formé par l'accolement des

(1) THIELE, *op. cit.*, pp. 264-268.

palpes et arrivent, poussées par le mouvement ciliaire, dans le vestibule pré-œsophagien où nous les retrouverons tout à l'heure.

La face lisse des palpes n'est nullement intéressée dans le mécanisme de l'alimentation. Sa structure indique qu'on ne doit pas lui attribuer d'autre valeur qu'au revêtement somatique en général. Il convient de rappeler que, comme tous les tissus extérieurs des Acéphales, et comme le manteau notamment, les palpes remplissent une fonction respiratoire. Cette fonction est admise d'une façon très générale chez tous les Lamellibranches (ERMANN, SIMROTH, etc.).

II. — L'œsophage.

Entre les extrémités supérieures des palpes commence, par un orifice allongé latéralement, le canal œsophagien. On ne rencontre aucun appareil de mastication ni de trituration des aliments entre la bouche et l'estomac, ni aucun orifice de glande digestive. Cet œsophage est court; il décrit une courbe dont la concavité regarde les branchies de l'animal et aborde l'estomac par sa partie antérieure pour y déboucher à plein canal.

Le revêtement de l'œsophage fait suite sans changement brusque à l'épithélium des palpes. A un certain niveau les saillies des palpes s'atténuent et disparaissent et on est en présence d'une espèce de petit pharynx; l'épithélium qui le tapisse fait la transition entre celui des palpes et celui de l'œsophage. Il est formé de cellules très hautes et très étroites, serrées les unes contre les autres et fortement ciliées. Leur noyau est très allongé, pourvu de fines granulations de chromatine et présentant un petit nucléole; cet épithélium repose sur une couche de matière collagène assez épaisse sous laquelle des fibres musculaires courent en divers sens.

Le tissu conjonctif sous-épithélial présente en plus ou moins grande abondance des cellules rondes ou hexagonales pourvues d'un noyau rond et d'un cytoplasme très finement granuleux: ces cellules sont analogues à celles que nous avons signalées à la base des saillies des palpes. Il semble que ces éléments correspondent à ce que THIELE a décrit comme des cellules plasmatiques: « Ich möchte dieselben für Plasmazellen oder primäre Bindegewebszellen halten, die durch Bildung grosser Vacuolen in die Langer'schen Blasen übergehen, vielleicht auch sich in die fixen Spindelzellen umwandeln können. » (1) THIELE n'a signalé ces cellules que dans la partie antérieure des palpes. LIST trouve l'interprétation de THIELE invraisemblable. Il remarque que de semblables cellules se rencontrent dans les saillies et voit à cet endroit des canaux évacuateurs: il considère ces cellules comme des « Schleimzellen. » (2)

Pour notre part nous n'avons jamais pu voir, ni dans les saillies, ni dans la région supérieure des palpes, de conduits excréteurs. De plus, les cellules que nous rencontrons sous cet épithélium pré-œsophagien et un peu partout dans le tissu conjonctif, ne présentent aucune différence avec celles que l'on trouve dans les palpes. D'ailleurs, l'amas de ces cellules ne se présente pas toujours sous une forme compacte et bien définie; souvent une région de cet amas est moins nettement dessinée; les cellules y sont plus gonflées et passent insensiblement aux cellules globuleuses du voisinage. Aussi croyons-nous que l'hypothèse de THIELE qui voit dans ces cellules des éléments conjonctifs jeunes n'est pas dépourvue de fondement.

Entre les cellules épithéliales que nous venons de décrire, prennent place des cellules muqueuses caliciformes et des cellules granuleuses éosinophiles. Ces cellules glandulaires

(1) THIELE, *op. cit.*, p. 256.

(2) LIST, *op. cit.*, p. 247.

deviennent de plus en plus abondantes à mesure que l'on approche de l'œsophage. On arrive ensuite au revêtement intérieur de l'œsophage. L'épithélium qui le compose présente, sur une coupe transversale, des dépressions plus ou moins profondes provenant de ce que, par endroits, les cellules épithéliales sont moins hautes. La surface interne de l'œsophage se trouve ainsi formée d'une série de petites saillies longitudinales, d'ailleurs très inégales (fig. XIX).

L'épithélium est extrêmement haut. Les cellules épithéliales qui le composent sont très effilées et très étroites; leur partie distale porte une cuticule fortement ciliée; on voit nettement les bâtonnets ciliaires. A mi-hauteur ou dans le tiers inférieur de la cellule se trouve le noyau. Il est ovale, assez allongé, granuleux et présente un nucléole et parfois deux. La partie proximale de la cellule s'insère sur une couche conjunctivo-musculaire, formée de matière collagène et fibres musculaires circulaires. Entre les insertions des cellules épithéliales, au-dessus de la couche conjunctivo-musculaire, on voit des espaces plus ou moins ronds, clairs, avec quelques traînées finement granuleuses. Ce sont des cellules conjonctives; leur noyau est petit, rond et sans nucléole; d'autres éléments situés dans la même région présentent un gros noyau rond avec un gros nucléole.

Enfin, entre les cellules épithéliales, à diverses hauteurs, se trouvent en très grande abondance des cellules glandulaires. Ces cellules ne sont pas caliciformes, mais très allongées; elles se présentent la plupart du temps comme un espace clair, à peu près vide entre les cellules épithéliales. Toutefois, elles peuvent présenter d'autres aspects : le cytoplasme peut être réticulé à mailles plus ou moins grandes, ou finement granuleuses; elles se colorent en bleu par le Bleu d'Aniline et en rouge par le Mucicarmin : ce sont des cellules muqueuses. Elles peuvent également être plus ou moins granuleuses et sont alors éosinophiles et rappellent, à part leur forme spéciale, les cellules granuleuses éosinophiles que nous avons rencontrées dans les palpes et dans le manteau. Ici, comme ailleurs, nous devons considérer que, claires, réticulées ou granuleuses, ces cellules appartiennent au même type à différents moments d'évolution. Leur noyau est plus ou moins rond, sans nucléole et très colorable.

Comme les palpes, l'œsophage remplit un double rôle : les cellules épithéliales fortement ciliées qui le composent s'emploient à faire cheminer vers l'estomac les particules que les palpes ont amenées à la bouche. Ces particules sont déjà mêlées à du mucus provenant des cellules glandulaires des palpes; l'épithélium œsophagien, par ses cellules muqueuses, parfait cet enrobage muqueux des aliments qui passent alors, sans autres modifications, dans l'estomac.

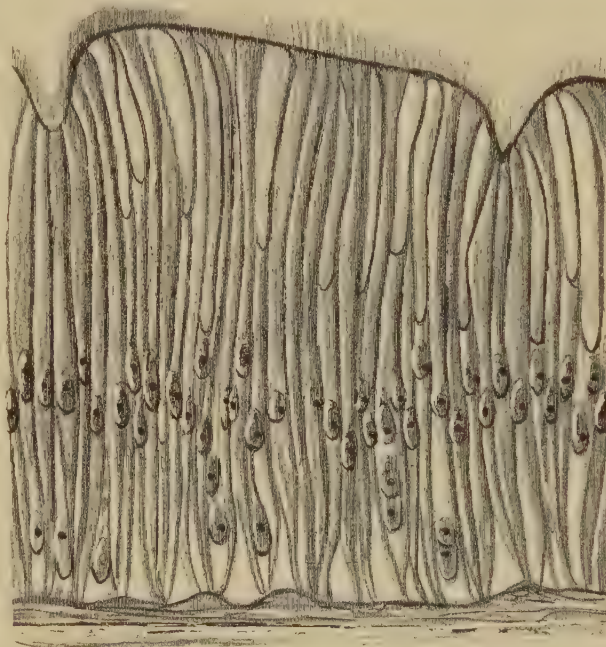


FIG. XIX. — Coupe transversale de l'épithélium œsophagien entre deux dépressions épithéliales (x 1.000).

CHAPITRE VI

Appareil digestif (suite)

Nous avons vu que l'œsophage débouchait à plein canal dans l'estomac. Cet organe est situé au centre de la masse viscérale dont il occupe la plus grande partie. Il a en gros la forme d'une poire dont la partie renflée serait placée antérieurement. Il est entièrement entouré par les ramifications de la glande digestive dont on ne peut l'isoler parfaitement à la dissection.

Sa disposition rappelle assez celle que l'on rencontre chez les autres Lamellibranches ; il est divisé en deux parties nettement distinctes : l'une, antérieure, est globuleuse (fig. XXI, Eg.), l'autre, postérieure, est tubulaire (fig. XXI, Et.). La première partie de l'estomac que nous appellerons, avec SABATIER (1), *estomac utriculaire*, est universellement reconnue comme l'organe digestif proprement dit ; c'est lui qui reçoit par quatre ou cinq ouvertures les canaux évacuateurs de la glande digestive. La seconde partie nommée *estomac tubulaire* est un conduit cylindro-conique qui fait suite à l'estomac utriculaire et descend vers la région postérieure jusqu'au voisinage du muscle adducteur.

III. — Estomac utriculaire.

Si, par la face ventrale ou par la face droite, on ouvre l'estomac utriculaire, on se trouve en présence d'une cavité dont les parois sont tapissées d'une fine membrane blanchâtre et parcourues par des sillons et des saillies enchevêtrées. Les saillies présentent généralement une coloration plus claire que les autres parties, car elles sont recouvertes d'une paroi plus épaisse, en sorte que la masse hépatique est moins visible par transparence.

Près de l'orifice œsophagien on remarque une large saillie (fig. XX, 2) ; son extrémité dorsale antérieure a la forme d'une languette recourbée qui s'avance sur la paroi en face de l'œsophage (fig. XX, 1). Du côté droit et ventralement se trouve une autre saillie, moins volumineuse mais portant également une languette recourbée (fig. XX, 6). Les deux languettes

(1) SABATIER, Anatomie de la Moule, *Ann. Sc. Nat.*, V, 16, 1887.

sont disposées de telle manière que le crochet de l'une fait face à la concavité de l'autre, en sorte qu'elles déterminent un sillon contourné qui prend naissance à la fin de l'œsophage et se dirige ventralement après avoir passé entre les deux saillies que nous venons de décrire. A cet endroit on remarque que, de chaque côté de ce sillon, prend naissance un bourrelet longitudinal; celui de gauche contourne la grosse saillie (fig. XX, 2) et se dirige vers la partie inférieure de l'estomac. Celui de droite suit un trajet parallèle au précédent : entre ces deux bourrelets se continue le sillon dont nous avons vu l'origine et que nous nommerons *gouttière ventrale* (fig. XX, 7).

Au niveau où l'estomac utriculaire se rétrécit pour former l'estomac tubulaire, on voit encore une assez forte saillie dont une extrémité vient jusqu'à la gouttière ventrale (fig. XXI, 4), tandis que l'autre donne des digitations qui remontent sur la paroi dorsale de l'estomac. Entre ce bourrelet et le gros bourrelet antérieur (fig. XXI, 4 et 2) se trouve une série de plissements diversement intriqués qui occupent les parois dorsale et latérales de l'estomac (fig. XXI, 3). Ce système compliqué dessine sur la face dorsale et sur les parois latérales une sorte de rosace formée par divers prolongements s'avancant vers un même point. Tous ces prolongements se rattachent plus ou moins directement aux saillies décrites ci-dessus. Les uns viennent, nous venons de le voir, de la saillie inférieure; d'autres sont issus de la saillie antérieure de droite (fig. XXI, 6) et de la saillie transversale antérieure (fig. XXI, 2).

En divers points de l'estomac utriculaire, notamment entre les digitations qui forment la rosace, on remarque un certain nombre d'invagination correspondant à des culs-de-sac glandulaires. D'autres invaginations plus volumineuses marquent les débouchés des canaux évacuateurs de la glande digestive. Enfin, dans la partie antérieure, au fond du sillon ventral, se trouve un orifice assez volumineux qui mène à un cul-de-sac assez important (fig. XX, c). Ce cul-de-sac s'étend ventralement sur 4 ou 5 millimètres. Il est connu chez divers Acéphales sous le nom de *diverticulum stomacal*. On le rencontre à cette même place chez *Mytilus*; il existe également chez *Teredo* et *Pholas*, mais il est placé à la partie postérieure de l'estomac : ce diverticulum reçoit des canaux évacuateurs de la glande digestive.

La structure histologique de l'estomac est loin d'avoir un caractère uniforme sur toute l'étendue de cet organe. D'une façon générale, à part certaines différenciations locales plus ou moins étendues et dont nous examinerons plus bas la nature et la situation, l'épithélium stomacal se distingue de celui de l'œsophage par la hauteur plus grande de ses cellules, par une moins grande abondance de cellules muqueuses et par une ciliation moins forte. On peut, pour la clarté de l'exposition, considérer trois formes types de l'épithélium stomacal. Ces formes sont susceptibles de varier avec les régions, mais restent toujours distinctes les unes des autres :

Le premier type tapisse la majeure partie de l'estomac et peut être considéré comme le revêtement stomacal proprement dit.

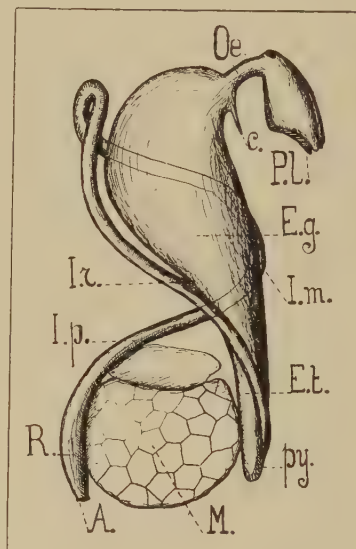


FIG. XX. — Schéma de l'appareil digestif. Oe, Œsophage. Pl, Palpes labiaux. c, cæcum antérieur. Eg, Estomac utriculaire. Im, Intestin Ir, Intestin récurrent (intestin antérieur). Ip, Intestin postérieur. R, Rectum. Et, Estomac tubulaire. py, Pylore. A, Anus. M, Muscle adducteur des valves.

Le second recouvre la région des digitations placées sur la partie dorsale et sur la paroi gauche de l'estomac et, en partie au moins, la saillie transversale qui marque le passage de l'estomac utriculaire à l'estomac tubulaire (fig. XXI, 4).

Le troisième type d'épithélium occupe le fond des gouttières, notamment de la gouttière ventrale décrites plus haut.

L'épithélium stomacal proprement dit est un épithélium cylindrique généralement très haut. Les cellules qui le composent varient entre 80 et 120 μ s, selon les endroits. Elles sont très allongées, très étroites et fortement serrées les unes contre les autres. Elles s'insèrent sur un derme conjonctif soutenu par des fibres musculaires circulaires. D'autres fibres musculaires s'insèrent d'ailleurs en divers points, et, dirigées en divers sens, président aux mouvements que l'organe peut être appelé à faire. Le pôle d'insertion des cellules est allongé et souvent très colorable.

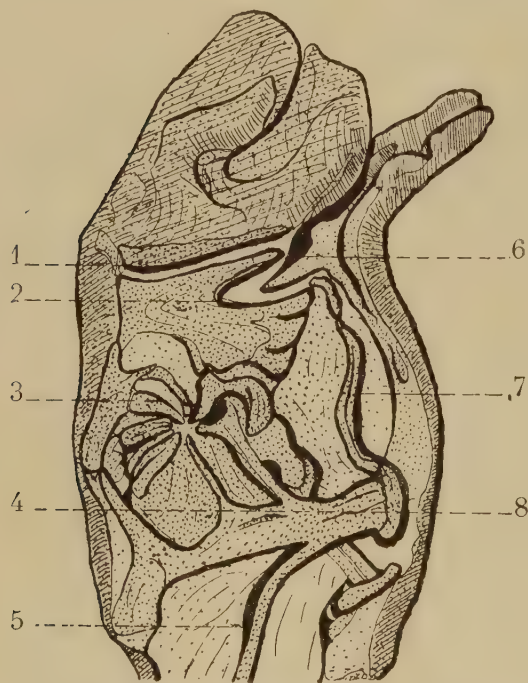


FIG. XXI. — Estomac utriculaire ouvert (Fig. demi-schématique). Les chiffres renvoient au texte.

par contre, les pièces intermédiaires et les corpuscules basilaires sont très distincts.

La cellule épithéliale que nous venons de décrire peut présenter dans son cytoplasme diverses formations. Au pôle distal, massées en assez grande quantité sous le plateau cuticulaire, on remarque de très fines granulations qui se teignent en rouge par la Rubine acide. Ces granulations sont plus ou moins abondantes suivant les régions et semblent représenter un chondriome qui présiderait à la fonction absorbante dont les cellules sont investies. En effet, çà et là dans le corps de la cellule, ou massées au pôle proximal, on rencontre des granules assez volumineux, atteignant souvent la dimension d'un nucléole et que l'Acide Osmique teint en noir (fig. XXII). Ces granules qui sont de nature grasseuse ne sont visibles que sur des préparations fixées par les liquides osmiés. Par leur forme, leur dimension et leur

Jusqu'à mi-hauteur ou jusqu'au tiers supérieur, la cellule reste grêle et presque filiforme (fig. XXII). A cet endroit elle s'élargit notablement, enferme son noyau, puis garde sa largeur normale jusqu'à son extrémité libre. La hauteur du noyau dans la cellule est assez variable; d'ailleurs, étant souvent plus large que la cellule il est contraint de se loger où il y a de la place. C'est ainsi que les noyaux des cellules contiguës sont placés à des hauteurs différentes de telle sorte que le renflement produit par l'un d'eux corresponde à une zone comprimable de la cellule voisine. Il se trouve délimité par cet arrangement une région assez large contenant les noyaux des cellules épithéliales. Ces noyaux sont très allongés : leur longueur peut atteindre 10 μ s. Leur partie inférieure est souvent effilée, tandis que leur partie supérieure est plutôt mousse. Ils renferment de la chromatine en fines granules et très souvent deux nucléoles.

La partie distale de la cellule porte une cuticule surmontée de cils grêles et assez peu développés. Les racines ciliaires ne sont guère visibles;

réaction, ils doivent être considérés comme de même nature que ceux dont nous avons constaté plus haut la présence dans les cellules globuleuses du tissu conjonctif.

Enfin, l'épithélium de l'estomac présente fréquemment, plus ou moins disséminées, des cellules glandulaires. Certaines régions, notamment la partie antérieure de l'estomac, c'est-à-dire les bourrelets qui environnent le débouché de l'œsophage, en présentent un grand nombre et l'aspect de l'épithélium en est assez fortement modifié (fig. XXIII).

Ces cellules glandulaires se présentent sous deux aspects principaux : les unes sont allongées et occupent une assez grande hauteur dans l'épithélium, tantôt dans sa partie inférieure, tantôt dans sa partie supérieure; elles n'occupent presque jamais la totalité de la hauteur de l'épithélium. Les autres sont peu allongées et plus ou moins caliciformes. Ces deux types de cellules glandulaires peuvent se présenter sous deux aspects : les unes sont granuleuses, vivement colorables par la Fuchisine et par l'Éosine; les autres sont colorables par le Bleu d'Aniline, le Vert Lumière, le Mucicarmin. Les premières rappellent assez les cellules granuleuses éosinophiles que nous avons rencontrées jusqu'ici dans la plupart des épithéliums palléaux, labiaux et œsophagiens. Leur allure parfois très allongée et la grosseur des grains dont elles sont chargées peuvent seules permettre de les distinguer morphologiquement. La présence de ces granules éosinophiles n'a pas été signalée par LIST comme on aurait pu s'y attendre après l'examen attentif que cet auteur avait fait de la cellule granuleuse éosinophile des épithéliums palléaux. Tout au plus parle-t-il en passant de cellules dont le contenu est plus ou moins granuleux (1).



FIG. XXII. — Épithélium stomacal normal, montrant des cellules chargées de granules gras (x 800).

Les secondes sont des cellules muqueuses ne présentant pas de différences avec les cellules muqueuses courantes chez les Acéphales : seule la forme allongée de ces éléments mérite d'être mentionnée. Ici comme ailleurs ces cellules possèdent un noyau granuleux, rond, assez volumineux et placé le plus souvent en dessous du produit dont la cellule est chargée (mucus ou granules). Nous aurons l'occasion de revenir plus bas sur la nature et le rôle de ces éléments glandulaires.

On rencontre enfin parfois entre les cellules épithéliales des cellules très étroites et allongées qui sont des éléments myo-épithéliaux.

Pour terminer la description de ce revêtement stomacal nous devons signaler la présence de très nombreux amibocytes. On les voit à diverses hauteurs entre les cellules épithéliales

(1) LIST, Die Mytiliden des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora des Golfes v. Neapel. XXVII Monogr., 1902, p. 268.

qu'ils écartent. Ils se groupent souvent dans une même région en sorte que l'épithélium paraît comme déchiré à cet endroit (fig. XXII). Leur taille est d'environ 10 mus; leur forme est très variable. Il semble qu'ils ne se compriment guère pour se loger entre les cellules, mais écartent plutôt les éléments épithéliaux. Leur noyau est plus ou moins rond, chargé de chromatine en morceaux. Leur cytoplasme est clair et finement grenu; certains présentent un noyau qui se colore vivement et en totalité. On trouve naturellement un grand nombre de ces amibocytes dans la région sous-épithéliale; leur nombre varie avec l'état de nutrition de l'animal. Ils peuvent être abondants au point de se toucher les uns les autres : c'est en grande partie à eux qu'appartiennent les noyaux que SABATIER (1) signale chez la Moule et attribue à un tissu adénoïde spécial. Nous reviendrons plus bas sur cette question.



FIG. XXIII. — Épithélium stomacal dans la région glandulaire, montrant des cellules muqueuses et des cellules granuleuses éosinophiles (x 800).

ment allongé et présentant un gros et parfois deux nucléoles avec beaucoup de chromatine. Cet épithélium présente très peu de cellules glandulaires. La partie distale de ses cellules porte un plateau strié extrêmement épais sous lequel se distinguent des corpuscules basilaires. Au-dessus de ce plateau se trouve une couche de matière réfringente dont l'épaisseur varie avec les endroits, ainsi que nous allons le voir, et qui s'étend d'une manière parfaitement continue sur toutes les cellules de cette région. C'est cette formation que les anciens auteurs ont baptisée « flèche tricuspidé » (fig. XXIV).

Au niveau des bourrelets l'épithélium et la formation qui le surmonte changent d'aspect. Les cellules deviennent de plus en plus hautes, jusqu'à atteindre 300 mus (fig. XXV). La couche cuticulaire suit cette progression et même la dépasse; à la hauteur du sommet du bourrelet elle peut atteindre une épaisseur égale et même supérieure à la hauteur des cellules de l'épithélium qui la supporte. Elle forme une sorte de proéminence crochue, puis perd rapidement de sa hauteur pour se terminer à la fin de la saillie. Il se trouve formé de cette

Un second type d'épithélium, l'épithélium stomacal à cuticule se rencontre sur les parois dorsales et gauches de l'estomac. Ce revêtement est fort particulier en raison des formations cuticulaires qui le surmontent. C'est lui qui supporte une couche hyaline et homogène qui tapisse en partie l'estomac de tous les Acéphales et que l'on connaît sous le nom de « *Flèche tricuspidé* ».

Cet épithélium n'est pas très différent de celui dont nous venons de donner ci-dessus la description, du moins dans les régions où les parois de l'estomac sont planes (fig. XXIV). Il est alors composé de cellules de hauteur moyenne, très étroites et effilées, pourvues d'un noyau volumineux extrême-

(1) SABATIER, *op. cit.*

manière, au-dessus du gros bourrelet transversal (fig. XXI, 4) deux fortes proéminences crochues qui s'avancent vers l'intérieur de l'estomac.

A la base de ces formations, du côté où l'épithélium et la couche qui le surmonte diminuent rapidement, on rencontre un épithélium d'aspect très particulier. Il est formé de cellules de hauteur moyenne, groupées en petits éventails, entre lesquels se trouvent formés de petits sillons. Ce qui donne à cette région un caractère très particulier, c'est que les cellules qui bordent les sillons portent de longs cils qui s'agglomèrent les uns aux autres pour figurer une flamme qui sort d'un calice (fig. XXVI). Les cellules des éventails qui séparent ces calices sont également ciliées, mais leurs cils sont de hauteur normale et restent libres.

HOFFMANN (1) signale dans l'estomac cardiaque des Arcacés une formation qui doit représenter celle que nous décrivons: il parle de cellules particulières groupées entre des cellules cylindriques dont les cils sont longs et en flammes. Cet auteur se demande si on n'aurait pas affaire à des cellules sensorielles.

Nos préparations nous ont montré que parfois ces cils sont entourés et imbibés d'une substance qui fait saillie à l'extérieur et semble devoir tomber dans la lumière stomacale. Cette formation est évidemment sécrétée par les cellules en calice et chassée par le mouvement de la flamme ciliaire.

Dans cet épithélium la plupart des cellules épithéliales présentent une particularité, tant des cellules basses des régions planes que les cellules des bourrelets et que les cellules portant des cils en flamme: leur cytoplasme est plus ou moins colorable par certains colorants que fixent les substances désignées sous le nom de mucus. La coloration est rarement franche,

mais elle correspond à la teinte générale de la formation épicuticulaire qui surmonte les cellules. Cette affinité particulière pour certains colorants se retrouve jusque dans certaines régions de la cuticule striée quand elle est visible. Il n'est pas douteux que la formation épicuticulaire soit le produit de la sécrétion de ces cellules qui fonctionnent en véritables glandes closes. Les produits doivent filtrer à travers la cuticule comme cela est admis pour les cellules épithéliales muqueuses de la muqueuse stomacale des Mammifères. La persistance du plateau strié serait une disposition primitive; nous retrouverons une disposition analogue et plus curieuse encore dans l'épithélium du *caecum* de la *tige cristalline* et aurons l'occasion d'étudier la signification possible de ces formations.



FIG. XXIV. — Epithélium stomacal à cuticule (Flèche tricuspid) (x 600).

(1) HOFFMANN, Beiträge zur Anatomie und Histologie von Tagelus Dombeyi. Ien. Zeitschr. f. Naturw., LII, 1914.

Toutefois, cette flèche tricuspidée n'est pas seulement produite par cette sécrétion de nature plus ou moins muqueuse : le plateau de la cellule semble être attaqué par les produits sécrétés et finit par s'incorporer avec ses cils à la formation ou, en tous cas, lui adhérer plus fortement qu'à la cellule épithéliale. Le plateau se reforme-t-il ? La cellule meurt-elle à un certain moment, provoquant une mue partielle de l'estomac ? Nous n'avons pu l'éclaircir.

On rencontre enfin dans cet épithélium, notamment dans les bourrelets, d'autres éléments qui doivent également prendre part

à la formation de la couche épi-cuticulaire. Ce sont quelques cellules muqueuses et quelques cellules granuleuses à gros grains ne présentant rien de spécial en elles-mêmes.

La flèche tricuspidée ne se montre pas toujours sous l'aspect que nous avons décrit. Il est des préparations où on la chercherait en vain, non qu'elle ait été arrachée artificiellement, mais parce que le sujet n'était pas dans l'état voulu et n'en possédait pas au moment où on l'a fixé.

D'autre part, il arrive fréquemment que la couche homogène semble faire complètement corps avec la cellule épithéliale sans qu'aucun plateau ne soit visible entre eux. Avec un fort grossissement, une teinture et un éclairage appropriés, on peut voir que la couche formant la flèche tricuspidée n'est pas complètement homogène. Elle laisse voir deux striations plus ou moins accentuées suivant les endroits (fig. XXVI). L'une est parallèle à la surface de l'épithélium et provient

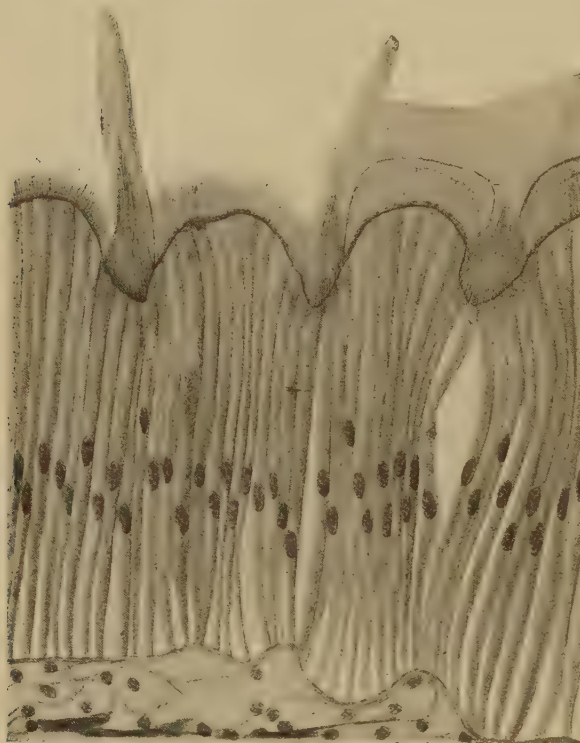


FIG. XXV. — Cellules en calices et cils en flammes de l'épithélium stomacal (x 600).

évidemment de la superposition des produits sécrétés. L'autre est perpendiculaire ou à peu près à l'épithélium ; tantôt elle est rigoureusement perpendiculaire à l'épithélium, tantôt elle est oblique d'un côté ou de l'autre. Le plus souvent l'ensemble de ces stries dessine une courbe sinusoïdale. Dans la zone de contact de la couche avec les cellules épithéliales on peut voir que ces stries ne s'arrêtent pas avec la couche, mais se continuent au moins un peu à travers la cellule épithéliale. Les dernières stries sont toujours orientées comme les stries du plateau cuticulaire quand il est encore visible. Nous devons, d'après ces observations, admettre que cette striation est en rapport direct avec le mode de formation de la couche, c'est-à-dire avec la striation et la ciliation de la cuticule cellulaire. Les deux revêtements que nous avons décrit reposent sur un mince chorion de nature conjonctive et sont soutenus par de nombreuses fibres musculaires groupées en faisceaux.

L'épithélium du *fond des gouttières*, notamment de la gouttière ventrale de l'estomac utriculaire est assez particulier. Il se distingue des autres revêtements par sa très faible épaisseur, remarquable surtout au voisinage de l'estomac tubulaire.

Il est composé de cellules épithéliales cylindriques très basses, assez larges, et portant des cils longs et très fins. Dans la partie proximale de la cellule se trouve le noyau ovalaire et volumineux, chargé de fragments de chromatine. Le chorion sur lequel repose ce revêtement est extrêmement mince. De chaque côté cet épithélium passe brusquement et sans aucune transition aux cellules hautes des bourrelets longitudinaux.

L'étude du fonctionnement de l'estomac est assez compliquée. Cet organe est spécialement destiné à la digestion, mais il semble que cette digestion des particules alimentaires se fait, comme le pense LIST, autant dans les canaux hépatiques que dans l'estomac proprement dit.

Avant de passer dans l'intestin les aliments sont mis en contact avec diverses formations qui ont chacune sur eux une action particulière. Ce sont d'abord les produits des cellules muqueuses stomacales. Dans la partie antérieure de l'estomac on en trouve un grand nombre et il est probable que ces éléments excrètent le même produit que les cellules muqueuses des palpes et de l'œsophage. Ce sont ensuite les produits de la glande digestive, dont le rôle paraît être des plus importants dans la digestion. Les aliments envoyés dans les canaux de la glande y seraient transformés autant que possible en produits assimilables; une partie même serait absorbée directement par les cellules hautes des canaux, tandis que les cellules basses, fortement ciliées, reconduiraient dans l'estomac les aliments digérés et mêlés au suc digestif.

Il n'est pas douteux que l'absorption des matières digérées ne se fasse également en partie dans l'estomac. L'épithélium stomacal se charge notamment d'absorber les graisses et c'est lui qui remplit en majeure partie cette fonction. Ces graisses sont ensuite disposées dans les cellules du tissu conjonctif où elles constituent un matériel de réserve que l'animal utilise peu à peu.

Les produits en digestion tombent ensuite dans la gouttière ventrale qui les amène, par le petit canal de l'estomac tubulaire, dans l'intestin. Il est certain que, durant ce trajet, il se fait une absorption intense des produits dissous et directement assimilables : l'épithélium du fond des sillons est très bas et facilement perméable.

Le transport des produits de sécrétion, à part les graisses qui cheminent à travers les cellules épithéliales, puis dans les cellules conjonctives, se fait en grande partie par les amibocytes : c'est pourquoi on les voit en abondance extraordinaire dans certaines régions sous-épithéliales. Cette fonction particulière des amibocytes a été notée par CARAZZI chez *Ostrea* et par LIST chez *Mytilus*. Nous reviendrons plus bas sur cette question et sur la marche des aliments dans le reste du tube digestif.

Dans l'estomac les aliments sont encore mis en présence de deux formations dont le rôle est plus malaisé à comprendre que tout le reste de la digestion. C'est d'abord le revêtement épicuticulaire des parois dorsales et gauches de l'estomac, la flèche tricuspidale; ensuite la tige cristalline, issue du cæcum cristallin (canal cylindro-conique de l'estomac tubulaire) sur laquelle nous reviendrons plus bas.

La formation de la *flèche tricuspidale* dont nous avons vu plus haut la constitution fait l'objet de deux théories principales : l'une (BARROIS) prétend que la partie extérieure des cellules qui supportent cette formation se transforme directement en la matière qui constitue la flèche tricuspidale. Si en effet, on arrache, cette couche, l'épithélium sous-jacent qui y adhère très fortement est en partie arraché. L'autre, au contraire (LIST), constate que sous la flèche tricuspidale on trouve des cils et en tous cas une cuticule. Il conclut qu'il ne s'agit pas d'une cuticularisation, mais d'une sécrétion : « Einen Secretionsprocess von Seiten der

Magenepithelzellen. » Cette sécrétion se fait « in Gestalt kleinster Kügelchen, die mit der vorhandenen hyalinen Schicht verschmelzen. » (1)

Les observations que nous avons faites sur la flèche tricuspide de *Gryphea* nous portent à considérer avec LIST que cet organe est un produit de sécrétion. Toutefois, les observations de BARROIS semblent très judicieuses et nous avons pu observer à la fois ce que décrivent ces deux auteurs. Nous sommes donc amenés à penser que les deux auteurs ont raison, mais dans une certaine limite. Selon nous la formation de la flèche tricuspide serait due à la fois à la sécrétion des cellules épithéliales et à la transformation des plateaux cuticulaires : dans ce sens il y aurait bien sécrétion, mais aussi cuticularisation des cellules.

Nous avons vu, en étudiant l'épithélium qui portait cette remarquable formation, que ses cellules épithéliales présentaient une colorabilité particulière. Ces cellules sont des cellules glandulaires, closes qui laissent filtrer leur produit à travers leur pôle distal. LIST et d'autres auteurs prétendent que ce produit est sécrété sous forme de petites boules; nous n'avons jamais pu l'observer. En tous cas c'est ce produit de sécrétion qui formera en majeure partie la flèche tricuspide. LIST est de cet avis : « Da nun auch das Protoplasma resp. die Sekretkügelchen, die von jenen Epithelzellen ausgeschieden werden denselben bläulichen Ton haben, so muss man wohl annehmen dass die Magenepithelzellen selbst jene Substanz abscheiden. » (1)

Mais la flèche paraît contenir autre chose; elle présente, nous l'avons vu, deux striations très fines et rectangulaires (fig. XXVI). Certaines préparations montrent que la flèche adhère à une cuticule très nette et très striée (fig. XXIV) analogue à celle qu'a observée LIST. Les cils sont visibles encore qu'ils soient englobés dans la matière qui constitue la flèche tricuspide. Mais d'autres préparations montrent que le plateau est, en quelque sorte, incorporé à la formation qui le surmonte. On peut enfin trouver des préparations où la flèche semble faire intimement partie de la cellule épithéliale, et c'est cette figure qui a fait penser à BARROIS qu'on était en présence d'une cuticularisation. La figure se prête d'autant mieux à cette interprétation que la cellule est chargée d'un produit de sécrétion ayant les mêmes réactions que la masse sus-jacente, en sorte que la cellule épithéliale semble se cuticulariser pour donner la flèche tricuspide. Les striations que nous avons observées sont dues d'une part à la succession des sécrétions, d'autre part à la trace des cils et des bâtonnets ciliaires enrobés dans le produit de sécrétion. Donc, comme dans le cas du ligament élastique et comme dans le cas de la nacre, deux produits interviennent dans la formation de la flèche tricuspide : l'un est un produit excrété par les cellules de l'épithélium, l'autre est ici encore formé par la substance même de la cellule se cuticularisant ou mieux, exfoliant des plateaux cellulaires qui, mêlés au produit sécrété, donneront la formation cornée qui forme ce remarquable revêtement stomacal.

Une question se pose encore dans le cas présent : le plateau une fois enrobé, digéré en quelque sorte, que devient la cellule épithéliale? Trois solutions sont possibles : ou bien elle reste adhérente à la couche épicuticulaire sans rien changer; c'est peu probable; ou bien elle meurt et est remplacée par d'autres; nous ne le croyons pas; ou bien, enfin, elle reforme son plateau cuticulaire et recommence à préparer sa double contribution à la formation de la flèche tricuspide. C'est ce que l'observation de la flèche tricuspide et des couches parallèles qui la composent, couches souvent colorables de façon variable, nous porte à croire.

On admet généralement que la flèche tricuspide représente un appareil de protection de l'épithélium contre les aliments d'une part et contre les sucs gastriques d'autre part. Le

(1) LIST, *op. cit.*, pp 269-270.

traité de Zoologie d'ED. PERRIER porte à son sujet cette indication : « L'épithélium stomacal... est revêtu d'une couche cuticulaire caduque constituant ce qu'on nomme la flèche tricuspidale et qui se continue avec le stylet cristallin de forme cylindrique, contenu dans le cæcum pylorique. La flèche tricuspidale est un appareil de protection des cellules glandulaires de l'estomac. » (1) Cette description laisse penser que la flèche tricuspidale enveloppe complètement le contenu de l'estomac, l'isolant en quelque sorte des parois épithéliales qu'il pourrait endommager.

Or, il n'en est rien, du moins chez les Ostréidés et les Mytilidés. LIST explique nettement que chez la Moule la flèche tricuspidale « kleidet nie das ganze Magenepithel aus, sondern tritt meist nur an der dorsalen oder seitlichen Magenwand auf. » (2) Chez *Gryphea*, la disposition est la même : le revêtement épicuticulaire nommé flèche tricuspidale ne se rencontre que dans la région dorsale et un peu sur les parois latérales de l'estomac. Or, rien ne permet d'admettre que ces régions soient plus exposées à l'action des sucs digestifs que d'autres ; rien non plus n'autorise à dire que leurs cellules glandulaires ont plus besoin de protection puisqu'il n'en existe pour ainsi dire pas dans les régions recouvertes par la flèche. Comment alors admettre que la flèche tricuspidale remplisse effectivement le rôle qu'on lui attribue ? Pourquoi une partie de l'estomac qui semble être la plus robuste (épithélium soutenu par d'assez fortes fibres musculaires, cellules très hautes, etc.) aurait plus besoin d'être protégée qu'une autre ?

Nous sommes portés à considérer la flèche tricuspidale comme un appareil mécanique. Comme nous venons de le dire, l'épithélium qui la porte est soutenu par des fibres musculaires,

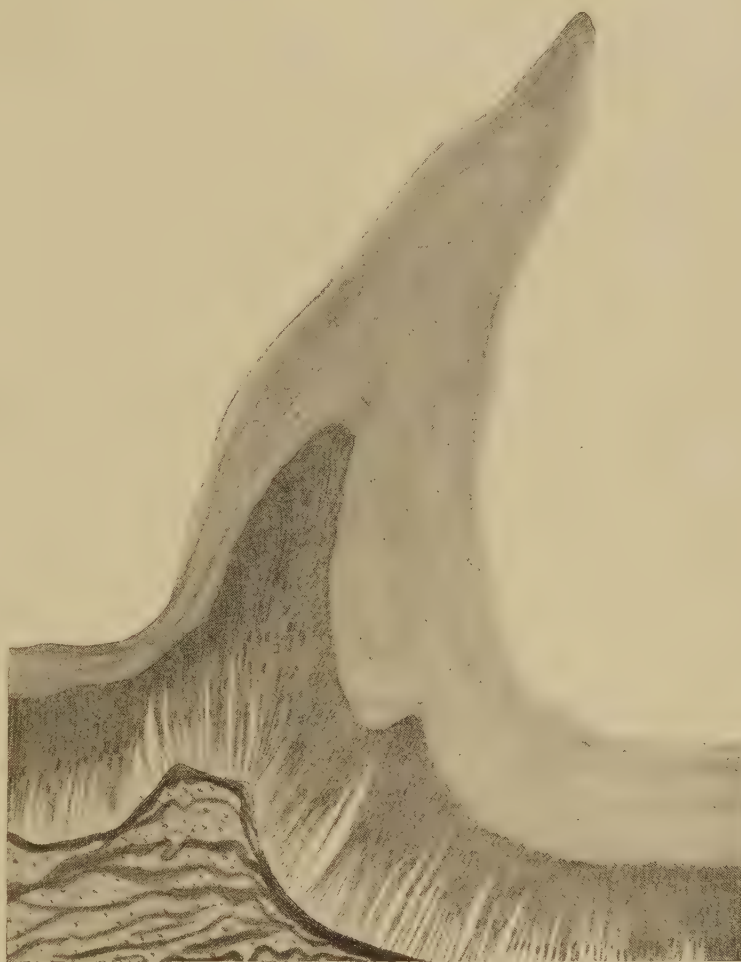


FIG. XXVI. — Saillie de la flèche tricuspidale (x 200).

(1) ED. PERRIER, *Traité de Zoologie*, fasc. IV. Masson, 1897, p. 1995.

(2) LIST, *op. cit.*, p. 269.

ce qui tend à prouver que ces parois peuvent être appelés à se contracter. D'autre part, la région où se trouve ce revêtement est particulièrement mouvementée. Sans pouvoir expliquer le rôle des divers bourrelets qui la supportent, nous constatons que, dans ces régions, se trouve formé un véritable « moulin gastrique ». Nous concluons donc que la flèche tricuspide doit jouer un rôle mécanique et sert à broyer ou dilacérer les aliments résistants ou trop volumineux.

On peut objecter que la flèche tricuspide est un revêtement périodique, caduc et par conséquent ne doit pas représenter un organe de trituration; il ne nous semble pas que la raison soit suffisante : rien n'empêche de considérer que l'organe puisse se résorber dans certaines conditions pour se reformer ensuite, tout en étant destiné à mastiquer les aliments.

On considère souvent (cf. PERRIER *supra*) que la flèche tricuspide a, avec le stylet cristallin, de très grandes analogies et on pense même qu'il est à peu près de même nature que lui. Pour notre part, nous ne le pensons pas, et nous n'avons jamais pu voir que la flèche tricuspide soit en continuité avec le stylet. LIST observe que chez la Moule une coloration par l'Hémalun et le Mucicarmin colore la flèche tricuspide en bleu (bläulich), tandis que le stylet se colore en rose (rötlich). Nous avons de plus remarqué que la flèche tricuspide prenait toujours la même coloration et teinte que les bâtonnets de soutien des branchies (Chitinstäbschen). Cette substance est-elle vraiment chitineuse? Nous ne saurions le dire, mais il paraît qu'elle est, du moins dans l'état normal, assez résistante et de consistance cornée. Cette constatation appuie encore l'opinion que la flèche tricuspide n'est pas un appareil de protection de l'épithélium, mais un appareil de trituration des aliments.

Nous devons maintenant examiner la deuxième partie de l'estomac appelée estomac tubulaire ou cæcum.

CHAPITRE VII

Appareil digestif (*fin*)

IV. — Estomac tubulaire.

L'estomac tubulaire s'avance ventralement et un peu sur la gauche jusqu'au niveau du muscle adducteur des valves sur lequel il s'appuie. Il fait suite à l'estomac utriculaire qui se rétrécit et commence immédiatement après une saillie transversale (fig. XXI, 4). Il se continue sous la forme d'un large tube un peu conique pour se terminer par un petit cul-de-sac étroit et court. Avant le rétrécissement sub-terminal qui donne ce cul-de-sac, se trouve l'orifice de l'intestin. Toute la partie postérieure de l'estomac tubulaire est logée dans un prolongement de la masse viscérale dont nous avons parlé sous le nom d'appendice pylorique et qui, entouré par des ramifications de la glande génitale, contient aussi l'intestin antérieur.

La disposition de cette partie de l'estomac est beaucoup plus simple que celle de l'estomac utriculaire. Si l'on ouvre cet organe on remarque tout d'abord la présence de deux grosses saillies blanchâtres qui courent tout le long. Leur trajet le long des parois ne se fait pas selon une génératrice, mais hélicoïdalement. Placés à gauche dans la région antérieure de l'estomac tubulaire, elles se trouvent situées dans la région postérieure un peu dorsalement et à droite. Ces bourrelets sont en continuité avec ceux que nous avons décrits dans l'estomac utriculaire comme limitant la gouttière ventrale (fig. XXI, cf. 5). Dans la partie terminale de l'estomac tubulaire ils s'aplatissent et deviennent plus larges; ils limitent une gouttière relativement étroite qui fait suite à la gouttière ventrale de l'estomac utriculaire et dans le fond de laquelle s'abouche l'intestin.

La gouttière délimitée par ces bourrelets est, nous l'avons dit, très étroite. En dehors des bourrelets il y a un autre canal beaucoup plus large et qui forme la majeure partie de l'estomac tubulaire. C'est un canal cylindro-conique; sur un quart de sa circonférence il est formé par l'accolement des bourrelets longitudinaux; sur les trois autres quarts il présente une paroi parcourue par de fines stries transversales visibles à la loupe et qui semblent s'insérer sur les bourrelets après avoir fait le tour du canal. C'est dans cette partie de l'estomac qu'est renfermée la tige cristalline, formation élastique, allongée, hyaline qui ne laisse pas d'être assez mystérieuse; elle s'avance d'arrière en avant jusque dans l'estomac utriculaire. Ce stylet cristallin ne présente aucune particularité chez *Gryphea* et ressemble à celui de tous les autres Acéphales. Nous aurons l'occasion d'examiner plus bas ce que l'on peut penser de sa nature et de son rôle.

Divers auteurs ont voulu considérer que la gouttière qui est entre les deux bourrelets représentait l'intestin, tandis que ce que nous avons appelé le canal cylindro-conique représentait le cæcum des autres Acéphales. Deux faits peuvent confirmer cette manière de voir : l'intestin s'abouche avec la gouttière; le stylet cristallin ordinairement renfermé dans le cæcum, est contenu dans le canal cylindro-conique.

PURDIE le premier soutint que chez *Mytilus latus* l'appendice pylorique contient à la fois le cæcum et l'intestin : « I would suggest that the part called the tubular stomach by

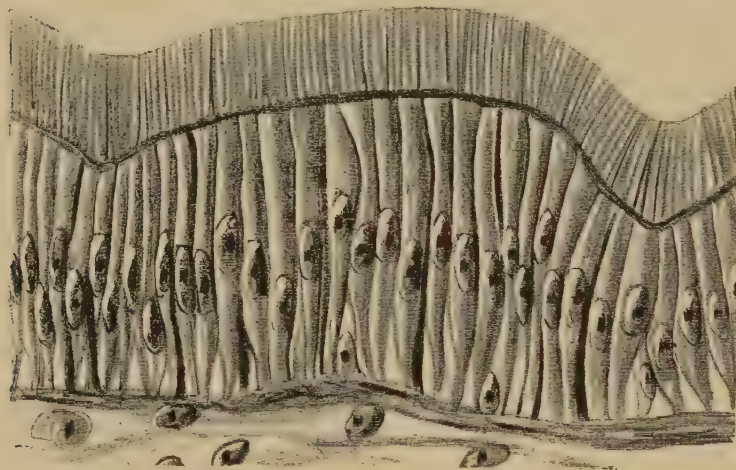


FIG. XXVII. — Epithélium du canal cylindro-conique de l'estomac tubulaire (Cæcum), montrant quelques cellules myo-épithéliales (x 600).

SABATIER is not simply part of the stomach, but represents intestine and caecum. Its structure as given above favours this supposition. The upper part is already a semitube containing the style, and this semitube tapers from before backwards exactly as does the pyloric caecum in *Mytilus latus*. The channel ventral to the crystalline style would then represent the direct intestine of *Mytilus latus*, and it is, in fact, partly enclosed by two overhanging longitudinal ridges. » (1) HOFFMANN divise l'estomac tubulaire de

Tagelus dombeyi en deux parties : « Der grossere und vordere Abschnitt ist das Kristalstielscaecum, der kleinere und hintere der eigentliche Darm. . . Das Kristalstielscaecum und der Darm bleiben so vereinigt bis zum distalen Ende wo das Caecum auf ein kurzes Stück selbständig wird. » (2)

On peut également, avec SABATIER (3), considérer que l'estomac tubulaire fait entièrement partie de l'estomac et qu'il est formé de deux canaux : une gouttière étroite limitée par des bourrelets et un canal large contenant le stylet cristallin. Que l'estomac tubulaire tienne lieu de cæcum, voire même soit l'équivalent du cæcum, c'est probable; mais que l'intestin ait eu à se fusionner avec le cæcum, ce n'est pas démontré. Le canal tubulaire, cæcum, appartient naturellement à l'estomac : seuls les bourrelets longitudinaux font penser qu'il y a eu fusion de l'intestin avec le cæcum. Mais la présence de bourrelets ne suffit pas à caractériser l'intestin, puisque, chez *Gryphea* au moins, les bourrelets de l'estomac tubulaire remontent jusqu'aux saillies sous-cesophagiennes. D'autre part, l'intestin ne contient pas seulement une gouttière entre deux bourrelets, mais comme l'estomac tubulaire, deux

(1) PURDIE, *Studies in Biology for New Zeland Students*, n° 3, *The Anat. of the common Mussels*. New Zeland Colon. Mus. a. Geo. Surv., Dep., 1887, p. 14.

(2) HOFFMANN, Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Tagelus dombeyi*. *Ien. Zeitschr. f. Naturw.*, III., 1914, p. 527.

(3) SABATIER, Anatomie de la Moule, *Ann. Sc. Nat.*, V, p. 6, 1887.

canaux : une gouttière et un canal plus gros; serait-ce la coalescence qui aurait supprimé cette dernière partie? ou bien se trouve-t-elle représentée quelque part dans le canal tubulaire?

Quoi qu'il en soit, l'intestin proprement dit ne commence qu'à l'extrémité de la gouttière par un orifice placé dans le fond de celle-ci.

L'estomac tubulaire peut se diviser donc en deux régions distinctes : un canal cylindro-conique large dont les parois sont parcourues transversalement par des stries et qui contient le stylet cristallin; et un canal petit, semi-cylindrique, qui court en hélice à côté de l'autre et n'en est séparé que par l'accolement de deux gros bourrelets longitudinaux qui le limitent.

Sa structure varie beaucoup d'une région à l'autre et paraît n'avoir pas été suffisamment étudiée.

LE CANAL CYLINDRO-CONIQUE (CÆCUM) est tapissé d'un épithélium dont la hauteur n'est pas très grande, mais qui est parfaitement régulier sur toute la surface du canal.

On sait que la cellule épithéliale est cylindrique, assez étroite et s'insère sur une basale très mince sous laquelle courent des fibres musculaires très minces. Sa partie distale porte une cuticule striée au-dessus de laquelle s'étale une ciliation en brosse des plus remarquables (fig. XXVII) : les cils sont longs, raides et forts. Ils sont très serrés et s'implantent sur des corpuscules basaux très rapprochés, tandis que leurs racines ciliaires s'avancent à l'intérieur de la cellule et convergent vers le centre.

Dans la partie profonde de la cellule se trouve le noyau. Il est ovale, mais ses extrémités ne sont pas du tout allongées, en sorte que sa section est presque un rectangle à

FIG. XXVIII. — Coupe à travers une saillie (bourrelet longitudinal) de l'estomac tubulaire. Dans le haut : région du cæcum; dans le bas : bourrelet et région de la gouttière (x 290).

coins arrondis. Il est assez volumineux et un peu plus large que la cellule qu'il distend dans la région qu'il occupe. Il présente de la chromatine en fragments et un gros nucléole souvent accompagné d'un ou deux autres. Le cytoplasme est finement granuleux dans toute la cellule et spécialement au pôle apical.

Enfin, dans la région moyenne on rencontre assez fréquemment des grains ayant une dimension un peu moindre que les nucléoles et colorables par l'Hématoxyline au fer. Ces granules ont été observés par LIST chez les Mytilidés (1) et considérés par lui comme des « Sekretkügelchen » : « Das Protoplasma ist ziemlich stark färbbar mit Plasmafarbstoffen und schliesst bisweilen kleine Granula ein, die sich mit Kleinenbergs Hematoxylin färben. »

Entre ces cellules, en divers endroits, on remarque des éléments vivement colorés et très

(1) LIST, Die Mytiliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XXVII Monogr. 1902, p. 271.

allongés. LIST les a mentionnés chez les Mytilidés comme des cellules épithéliales spéciales, « sehr schmale Zellen mit länglich ovalen Kerne und färbbaren Protoplasma ». Leur position n'est pas aussi régulière que celle des cellules épithéliales : tantôt elles occupent toute la hauteur de l'épithélium, tantôt une partie plus ou moins grande dans la région basale, devenant indiscernable plus haut. Leur largeur est très faible, au moins quatre fois moindre que celle de la cellule épithéliale. Ces cellules présentent un noyau très allongé, pourvu d'un nucléole et plus vivement colorable que celui des autres cellules. Elles s'insèrent par un élargissement de leur pôle proximal sur le chorion sous-épithélial.

Ces éléments que LIST s'est borné à signaler comme des cellules épithéliales spéciales sont de nature musculaire et doivent être considérés comme des cellules myo-épithéliales. Ces fibrilles proviennent de la transformation de cellules épithéliales ordinaires, ainsi que l'on peut s'en assurer en examinant de près cet épithélium. Il n'est pas aisé de voir où elles se terminent ; certaines occupent toute la hauteur de l'épithélium, d'autres paraissent pousser seulement un très fin prolongement entre les cellules épithéliales.

Les cellules caliciformes glandulaires manquent complètement.

Mais il convient de remarquer qu'un grand nombre de cellules épithéliales présentent une particularité que nous n'avons jamais vu signaler. Ces cellules, plus ou moins nombreuses suivant les régions et les moments, présentent une affinité spéciale pour certains colorants. Tandis que normalement le cytoplasme de la cellule épithéliale se teint en rose par la Fuchsine et l'Éosine, les cellules dont nous parlons prennent une couleur lie de vin ou bleu sale, vert foncé ou vert sale, dans les colorations Fuchsine-Bleu d'Aniline ou Éosine-Vert Lumière. On n'obtient jamais une coloration bleue ou verte claire, comme dans le cas des cellules muqueuses ; mais ça et là on trouve inclus dans le cytoplasme de ces cellules quelques boules présentant nettement la coloration muqueuse.

Les cils sont fréquemment recouverts d'une matière fixant ces mêmes réactifs. Enfin, nous avons pu observer que la cuticule est en certains endroits imprégnée d'une matière réagissant de la même façon et en continuité avec celle qui emplit le corps cellulaire.

Les cellules épithéliales que nous venons de décrire sont donc de véritables glandes unicellulaires closes excréant une espèce de mucus dont nous reparlerons plus bas. Cette sécrétion analogue à celle des cellules épithéliales qui supportent la flèche tricuspide, se fait à travers le plateau cuticulaire. Le noyau doit prendre une part active à ce phénomène, car, dans les cellules chargées du produit à excréter, il est moins colorable qu'ailleurs et sa chromatine paraît être moins abondante.

L'épithélium que nous venons de décrire s'étend sur toute la surface du canal cylindro-conique et compose la majeure partie de l'estomac tubulaire. Les stries qui le sillonnent transversalement sont dues à ce que les cellules ont des hauteurs différentes, formant alternativement des bouquets saillants et des petits sillons. C'est cet épithélium qui enveloppe le stylet cristallin dans sa partie proximale.

Cette dernière formation mérite de nous arrêter quelques instants ; son rôle est beaucoup plus malaisé à interpréter que celui de la flèche tricuspide. Nous passerons sous silence les très nombreuses inventions auxquelles cette tige cristalline a donné lieu et qui sont souvent plus divertissantes qu'instructives.

On a pensé que la tige cristalline pouvait représenter une réserve nutritive, mais cette théorie est complètement abandonnée.

Actuellement, deux hypothèses se partagent en général les avis : Celle de BARROIS qui voit dans la tige un organe sécrété par l'épithélium du canal cylindro-conique de l'estomac

tubulaire (cæcum) et servant à apporter dans l'estomac une matière mucilagineuse destinée à enrober les particules alimentaires pour éviter qu'elles ne blessent l'intestin;

Celle de MITRA, qui voit dans le stylet une production du foie jouant un rôle fermentateur et concluant de ses observations que « the cristalline style is an active amyolytic ferment; that it is secreted as a viscous liquid, most probably by the liver; that it is stored up as a flexible solid in the caecum or in a compartment of the alimentary canal itself; that the end of it that projects into the stomach is slowly and gradually dissolved there, and is mixed there with particles of food material, the starchy portion of which is transformed by it into a reducible sugar. » (1)

Deux questions se posent donc avec ces deux interprétations : le stylet est-il sécrété sur place ou par la glande digestive? A-t-il un rôle actif ou un rôle passif dans la digestion?

L'origine du stylet n'est pas aisée à déterminer. LIST prétend que chez les Mytilidés il est sécrété par la région des bourrelets qui est tournée vers le cæcum. HOFFMANN formule une opinion analogue pour le stylet de *Tagelus dombeyi* (2) : « Es leuchtet sofort ein, dass dieser Epithelabschnitt wieder der eigentlich secernierende Teil und zwar für den Aufbau des Kristallstiels ist. »

Chez *Gryphea* nous n'avons pu retrouver à cet endroit les caractéristiques que signalent ces auteurs. Par contre, nous avons vu que l'épithélium cilié du cæcum était formé de cellules présentant certaines analogies avec celles qui supportent la flèche tricuspide. Ces cellules sont des éléments glandulaires dont, selon nous, la sécrétion forme le stylet cristallin.

Nous avons vu que dans ces cellules on trouvait aussi des granules colorables par l'Hémathoxyline; la présence de ces granules paraît assez générale, mais il ne paraît pas qu'elles aient un rôle à jouer dans la sécrétion du stylet. Nos recherches ne nous ont pas permis de prendre un avis certain à leur sujet, mais ce qui demeure hors de doute c'est que le cæcum est, chez *Gryphea* au moins, tout entier intéressé à la formation du stylet. Des sécrétions accessoires, telles que les produits des cellules muqueuses des bourrelets peuvent s'y adjoindre, mais ne paraissent pas jouer un rôle très important. La sécrétion se ferait d'une manière continue, de la même façon que celle qui forme la flèche tricuspide, par le produit qu'élaborent les cellules épithéliales de cette région; mais dans le cas présent aucune formation cuticulaire ne serait intéressée à la formation du produit figuré sécrété.

Au sortir de la cellule épithéliale le produit plus ou moins mucilagineux provenant du travail d'élaboration de la cellule se gélifierait et déterminerait une masse dans la lumière du canal. La très forte ciliation dont les cellules sont munies se chargerait d'agglutiner suffisamment ces produits et peut-être de maintenir, comme l'admettent un grand nombre d'auteurs, la tige cristalline en rotation.

Ainsi envisagée, la tige cristalline proviendrait de la solidification d'un produit excrété par les cellules d'un cul-de-sac glandulaire de l'estomac (cæcum), que l'on devrait considérer comme une véritable glande. Ce produit, momentanément solidifié serait évacué peu à peu par *vis a tergo* et par les soins de la ciliation dans la lumière de l'estomac où il entrerait en diffuence pour se mêler aux aliments.

Jusqu'ici nos conclusions sont d'accord avec celles de BARROIS qui veut que le stylet soit produit dans le cæcum. Quant à dire que son rôle est simplement d'agglutiner les particules digestives, cela nous paraît inexact. Pourquoi un tel appareil pour obtenir simplement une sécrétion muqueuse?

(1) MITRA, The cristalline style of Lamellibr. *Q. J. Micr. Sc.* XLIV, 1901, pp. 601-602.

(2) HOFFMANN, *op. cit.*

D'autre part, les expériences de MITHRA et d'autres chercheurs sont très importantes : le stylet contient des ferments susceptibles de favoriser la digestion. Nous sommes amenés à conclure que le produit mucilagineux qu'excrètent les cellules épithéliales du cæcum est un suc digestif qui, sécrété dans un diverticulum glandulaire de l'estomac, est amené au contact des aliments par un procédé assez spécial; nous n'avons fait aucune recherche sur la nature de cette sécrétion.

LES BOURRELETS LONGITUDINAUX qui séparent le canal cylindro-conique de la petite gouttière sont normalement en face l'un de l'autre, en sorte que leur partie extérieure est dans le canal cylindro-conique, tandis que leur partie intérieure est dans la gouttière.

Les cellules de l'épithélium deviennent subitement plus hautes jusqu'à dépasser le double de la hauteur qu'elles avaient sur les parois de l'estomac tubulaire. La ciliation devient moins dense et moins longue; sur un des bourrelets la transition entre ces deux épithéliums est relativement ménagée, sur l'autre elle est extrêmement brusque.

Entre ces cellules épithéliales (fig. XXVIII) qui, à part leur grande hauteur et leur faible ciliation ne présentent rien de particulier, apparaissent en très grande abondance des cellules glandulaires. On en trouve à des hauteurs variables dans l'épithélium mais, le plus souvent, dans la région supérieure. Elles sont tantôt plus ou moins caliciformes, tantôt très allongées. Les unes sont bourrées d'énormes grains vivement colorables par l'Éosine, la Fuchsine et le Magenta et valent les cellules granuleuses éosinophiles rencontrées souvent jusqu'ici. Leur seule particularité est le volume considérable de leurs granules. Les autres sont des cellules muqueuses.

Ici, comme ailleurs, on peut obtenir des préparations montrant entre ces deux formes de cellules tous les stades intermédiaires. Rappelons encore que seules les cellules muqueuses au stade muqueux laissent voir une évacuation du contenu cellulaire à l'extérieur.

Nous n'avons jamais pu constater qu'il y eût chez *Gryphea*, deux régions distinctes dans les bourrelets, comme le voit LIST chez la Moule (1). Peut-être la région spéciale de cet auteur représente-t-elle une zone où les éléments épithéliaux, que nous avons décrits plus haut comme ayant une fonction sécrétice, seraient réunis en grand nombre chez la Moule.

Entre les cellules épithéliales se trouvent en assez grande quantité des amibocytes.

Aux saillies fait suite la gouttière longitudinale; les cellules très allongées du bourrelet perdent assez rapidement leur hauteur et on trouve bientôt un revêtement bas. Les cellules qui le composent sont cylindriques, basses et étroites; leur noyau est ovale avec un ou plusieurs petits nucléoles. Elles s'insèrent sur un derme conjonctivo-musculaire et portent à leur partie distale une cuticule striée surmontée d'une ciliation normale beaucoup moins forte que celle de l'épithélium du cæcum.

La disposition de ces cellules est rendue irrégulière par les nombreux éléments qui viennent se loger entre elles. On trouve en assez grande quantité les deux espèces de cellules glandulaires que nous avons décrites. En outre, des amibocytes en très grand nombre prennent place dans cet épithélium; le tissu conjonctif sous-épithélial en présente également un fort grand nombre.

(1) LIST, *op. cit.*, p. 272.

V. — L'intestin.

L'intestin débute à la partie subterminale de l'estomac tubulaire, en avant d'un petit cul-de-sac terminal, par un orifice ovalaire percé au fond de la gouttière entre les bourrelets longitudinaux.

Il a une forme cylindrique. Aussitôt après le pylore il se dirige en avant en passant par-dessus l'estomac tubulaire qu'il contourne en un demi-tour d'hélice, en sorte que, partant du côté ventral et un peu gauche de l'estomac, il remonte sur son côté droit. Il s'enfonce ensuite dans la masse viscérale et se sépare de l'estomac tubulaire auquel il était resté accolé. Il se dirige alors vers la partie antérieure et dorsale de l'animal; arrivé à peu près à la hauteur de la naissance des branchies, il passe brusquement du côté gauche. Cette première partie de l'intestin est ordinairement nommée intestin antérieur ou intestin récurrent (fig. XX, Ir.).

Du côté gauche, l'intestin décrit, pour l'observateur qui le regarde par ce côté, un S dont l'extrémité antérieure est située dorsalement au niveau de la bouche, tandis que l'autre extrémité est placée en arrière du muscle adducteur. La concavité antérieure de l'intestin est tournée vers la face ventrale. Il traverse ensuite le corps obliquement, passe en dehors du péricarde et vient s'appliquer dorsalement au muscle adducteur qu'il entoure dans sa concavité inférieure. La première partie de cet S jusqu'au niveau du muscle mérite le nom d'intestin moyen, tandis que la dernière concavité est l'intestin postérieur ou rectum. Cette dernière partie est souvent renflée et entourée par la glande génitale; elle est en dehors de la masse viscérale. Elle se termine par un anus dorsal dont les bords sont légèrement retroussés. Cet anus débouche dans une cavité mi-close, la chambre cloacale, dans laquelle circule le courant d'eau venant des branchies qui entraîne avec lui les déchets de l'organisme.

Si on ouvre l'intestin on constate que sa disposition interne rappelle celle de l'estomac tubulaire : deux bourrelets courent côte à côte depuis le pylore jusqu'à l'anus où ils se montrent plus volumineux. Ces bourrelets occupent à peu près le quart de la circonférence interne de l'intestin et déterminent entre eux une gouttière. Nous avons remarqué que ces bourrelets sont invariablement disposés dans l'intestin sur la paroi tournée vers le centre de la masse viscérale. Cette disposition sur laquelle nous reviendrons se retrouve sur toute la longueur du tube digestif.

La structure de l'intestin de *Gryphea* ressemble assez à celle que LIST a décrite chez *Mytilus*. Les parois sont tapissées de deux épithéliums différents : celui qui recouvre la partie convexe de l'intestin et celui qui recouvre les deux bourrelets longitudinaux.

Le premier est composé de cellules épithéliales cylindriques de hauteur moyenne. Ces cellules deviennent progressivement plus hautes à mesure qu'on approche du milieu de cette paroi, puis, à partir de là, perdent de leur hauteur jusqu'au bourrelet opposé; l'épithélium est donc plus élevé au milieu et ce milieu correspond à la dépression formée sur la face en regard par la séparation des deux bourrelets.

Les cellules épithéliales ne présentent rien de particulier; leur noyau est volumineux, un peu ovale et porte un nucléole vivement colorable. Elles s'insèrent sur une fine membrane basale sous laquelle courent des fibres conjonctives englobant des noyaux en extrême abondance. Ces éléments représentent la région que SABATIER (1) considérait chez la

(1) SABATIER, *op. cit.*, pp. 22 et 23.

Moule comme un tissu adénoïde. Il est certain, comme le fait remarquer cet auteur, que le nombre des noyaux est très variable avec l'état de digestion de l'animal: très rares sur certaines préparations ces noyaux sont presque à se toucher sur d'autres. Toutefois, il n'est pas sûr qu'on soit en présence d'un tissu spécial, car la plupart de ces noyaux, selon nous, appartiennent à des amibocytes jouant le rôle et remplissant les fonctions qui étaient, d'après SABATIER, dévolues à ce tissu adénoïde.

Le pôle distal des cellules porte une assez forte ciliation implantée sur une mince cuticule. Entre ces éléments prennent place en assez grande abondance des cellules muqueuses caliciformes ordinairement volumineuses et occupant le plus souvent toute la hauteur de l'épithélium. On rencontre également des cellules analogues à celles que nous avons nommées jusqu'ici cellules granuleuses éosinophiles; toutefois leur nombre est assez réduit. On trouve en outre entre les cellules épithéliales de très nombreux amibocytes; ils ne présentent aucun caractère particulier et sont semblables à ceux de l'épithélium stomacal et du tissu sous-épithélial.

Le second type d'épithélium recouvre les bourrelets. On est en présence, avec lui, des mêmes éléments que nous venons de décrire, mais beaucoup plus allongés, plus serrés et portés par une proéminence du tissu conjonctif. Le noyau des cellules est allongé et on voit en assez grande abondance des cellules caliciformes. Un très grand nombre d'amibocytes prennent place entre ces cellules.

La structure que nous venons de décrire se retrouve à quelques petits détails près, depuis l'estomac jusqu'au voisinage du muscle adducteur, c'est-à-dire sur toute la longueur de l'intestin proprement dit. A cet endroit commence le rectum. L'épithélium dont il est recouvert ne présente pas de très grandes différences avec celui de l'intestin, mais les bourrelets sont plus aplatis et plus larges; les cellules épithéliales sont peut-être aussi plus fortement ciliées. Les cellules caliciformes muqueuses et les cellules granuleuses éosinophiles s'y rencontrent également en très grande abondance. Dans la région terminale correspondant à l'anus on peut constater sous la membrane basale d'abondantes fibres musculaires qui sont groupées en vue de former un sphincter.

Le rôle de l'intestin ne présente aucune particularité. Les cellules épithéliales jouent le double rôle d'absorption et de conduction des aliments. Les matières digérées par l'estomac, déjà en partie privées de leurs principes nutritifs sont épuisées au cours de leur trajet dans le tube intestinal. Les cellules glandulaires qu'on y rencontre ont pour but de lubrifier ces matières; cette lubrification devient de plus en plus nécessaire à mesure que l'absorption prive les produits qui cheminent dans l'intestin de principes liquides. L'absorption est plus particulièrement localisée dans les bourrelets et dans la rigole qui les sépare, tandis que l'épithélium qui est en face a surtout un rôle propulseur. C'est peut-être pour cette raison que les bourrelets sont toujours placés du côté du centre de la masse viscérale, région où l'irrigation sanguine est plus abondante.

VI. — Glande digestive.

A l'étude du tube digestif nous devons rattacher celle de la glande digestive souvent appelée foie. Sa description anatomique est impossible, car cet organe, sans contour et sans delimitation définis, occupe, par ses acini ramifiés, la majeure partie de la masse viscérale.

Sa couleur varie du jaune foncé au brun marron et lorsque la bête est maigre on l'aperçoit facilement en transparence sous les tissus extérieurs. La dissection de cet organe n'apprend pas grand'chose sinon que çà et là se rencontrent des canaux plus gros à parois blanchâtres, et que ces canaux en recevant d'autres en chemin finissent par déboucher dans l'estomac utriculaire par plusieurs ouvertures.

La structure de la glande digestive varie suivant qu'on examine les canaux afférents ou les culs-de-sac glandulaires. LIST donne la description des acini glandulaires chez *Mytilus* ; il trouve deux espèces de cellules : les unes, les plus nombreuses, ont un protoplasme réticulé et plein de granules. Leur noyau est rond et placé à la partie inférieure de la cellule : ce sont les cellules hépatiques proprement dites (1). On rencontre également d'autres cellules plus foncées qui sont coincées entre les cellules grenues et n'atteignent pas la lumière du canal. LIST les considère comme des cellules de remplacement : « Da nun bei dem Wachstum diese Zellen das Protoplasma ein Netzwerk bildet, um dem nach und nach eosinophile und andere Granula auftreten, so liegt vom rein morphologischen Standpunkt aus die Vermutung nahe, dass diese Zellen als Ersatzzellen der Körnerzellen auszusehen sind. » (2)

Chez *Gryphea* la structure générale est la même. L'acinus se montre en coupe comme un amas de cellules groupé autour d'une lumière. Cette lumière a le plus souvent une forme particulière et n'est jamais cylindrique ; la figure la plus fréquente est celle d'un losange à côtés curvilignes, les convexités tournées vers la lumière (fig. XXIX) ; parfois, c'est une étoile à cinq branches curvilignes de la même façon.

Cette forme spéciale est en rapport avec la disposition des éléments glandulaires ; les côtés sont formés par les pôles distals de cellules dont la hauteur varie beaucoup entre le centre et les extrémités. Près des angles elles sont très basses ; puis elles augmentent rapidement de hauteur jusque vers le milieu du côté ; puis elles perdent de nouveau leur hauteur jusqu'à l'angle suivant (fig. XXIX). Les quatre ou cinq côtés de la lumière présentent cette même disposition.

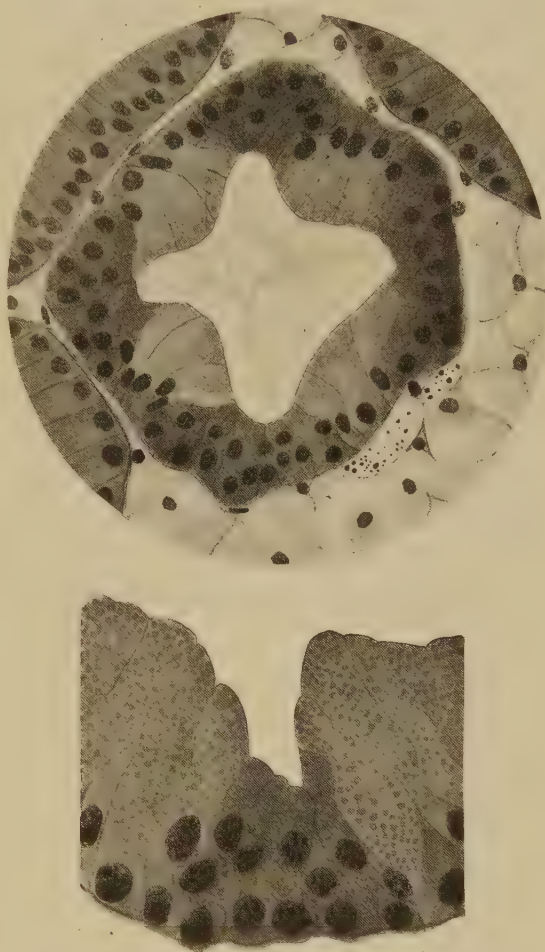


FIG. XXIX. — Coupe à travers un acinus de la glande digestive. En bas la région angulaire plus fortement grossie (x 600 et 1.050).

(1) LIST, *op. cit.*, p. 286.

(2) LIST, *op. cit.*, p. 287.

Ces cellules sont les « Körnerzellen » de LIST, c'est-à-dire les cellules glandulaires proprement dites. Leur noyau est volumineux, rond et placé dans le fond de la cellule. Leur protoplasme est chargé de granules plus ou moins gros et toujours plus nombreux à mesure qu'on approche du centre d'un des côtés. Les cellules du milieu laissent souvent voir le phénomène de l'excrétion : la cellule se déchire et son contenu est libéré dans la lumière du canal. L'excrétion faite, les lambeaux de la cellule sont rejetés et tombent dans la lumière du canal où il n'est pas rare de les retrouver.

Au voisinage des angles du canal la disposition des cellules est moins nette; elles sont pressées les unes contre les autres et difficilement discernables (fig. XXIX). Enfin, les cellules des angles sont assez nettement différentes et caractérisées par leur grande affinité pour les colorants. Leur noyau est très gros et porte un volumineux nucléole. Leur protoplasme est parfois légèrement granuleux, mais ne présente pas de grains analogues à ceux que l'on voit dans les cellules glandulaires proprement dites : le Vert Lumière qui atteint facilement le cytoplasme des cellules glandulaires ne les atteint guère. Elles sont beaucoup plus basses que les cellules grenues et n'atteignent que très rarement la lumière du canal. En examinant ces cellules dans la région profonde correspondant à l'angle de la lumière, on voit que ce ne sont plus que des éléments très serrés, très petits, avec des petits noyaux. Ces cellules angulaires, second type de cellules des acini de la glande digestive, sont les « Ersatzzellen » de LIST ou cellules de remplacement.

Ainsi on observe autour de la lumière une succession de cellules différentes, succession autant de fois renouvelée qu'il y a de côtés à la lumière. En partant d'un angle on trouve de cellules petites et serrées, puis des cellules basses foncées, puis des cellules plus hautes et très granuleuses, enfin une ou deux cellules très hautes et grenues. Si l'on continue à suivre le côté on revient aux cellules moyennes et grenues, puis aux cellules foncées et enfin, sous l'angle suivant, aux petites cellules serrées. Si l'on dépasse l'angle, la succession recommence comme ci-dessus.

Toutes ces cellules s'insèrent sur une mince basale circulaire, car si le pôle distal des cellules dessine des losanges curvilignes ou des étoiles, le pôle d'insertion, grâce à la longueur inégale des divers types de cellules, sont tous disposés à la même hauteur et forment un cercle plus ou moins parfait.

Le rôle de ces divers éléments est aisé à comprendre. Les cellules grenues les plus hautes sont prêtes à excréter leur contenu, ainsi qu'on peut le voir aisément sur des préparations bien fixées. De chaque côté se trouvent des cellules moyennes également grenues, mais qui ne sont pas encore prêtes à excréter. Lorsque les cellules centrales ont excrété, elles disparaissent; les cellules voisines prennent leur place et leur rôle. Peu à peu les éléments foncés approchent du centre; leur noyau devient moins colorable et leur gros nucléole disparaît. Leur cytoplasme élabore des grains de sécrétion et la cellule foncée se transforme en cellule grenue qui arrivera peu à peu dans la zone médiane où elle excrétera son contenu. Ainsi, dans ces acini alternent des foyers de remplacement donnant de chaque côté des cellules destinées à remplacer celles qui se détruisent en évacuant, et des foyers d'excrétion où se rencontrent les éléments provenant de deux angles contigus et où se détruisent les cellules.

Il nous reste maintenant à dire un mot des canaux évacuateurs. Ce sont des tubes plus ou moins cylindriques qui drainent les acini pour conduire leurs produits vers l'estomac. LIST a décrit leur disposition chez les Mytilidés. D'après cet auteur, ils sont formés par deux sortes de cellules; sur une moitié se rencontrent des cellules basses, larges, à gros noyaux, avec une cuticule indistincte surmontée de cils serrés, mais fins et courts; sur l'autre moitié du

canal on voit des cellules ressemblant fort aux cellules de l'épithélium stomacal. Elles sont surmontées d'un large plateau cuticulaire assez fortement cilié. LIST ne signale pas d'autres éléments dans cet épithélium (1). CARAZZI appelle ces canaux des « ciechi gastrici »; il constate que la « mucosa e formata da lunghe e sottili cellule epiteliali, provvista all'estremo distale di ciglia vibratili e intercalate da distinte Becherzellen, che versano il loro contenuto nel lumen del vaso. » (2) Il ne parle pas de la cuticule signalée par LIST.

Chez *Gryphea* la disposition est analogue à celle que décrit LIST, mais la cuticule est beaucoup plus nette et développée sur les cellules basses que sur les hautes. Le canal est tapissé sur chaque moitié de deux revêtements très différents et qui se font face (fig. XXX). L'un est composé de cellules basses, larges, avec un gros noyau dont le nucléole est peu distinct. Ces cellules sont très régulières; leur cytoplasme est strié longitudinalement, striation due aux racines ciliaires. Elles portent une cuticule peu épaisse mais nette, sous laquelle on voit les corpuscules basaux des cils; une forte ciliation en brosse les surmonte. On ne rencontre entre ces cellules aucun élément étranger.



FIG. XXX. — Coupe transversale d'un canal de la glande digestive (x 600).

Ce revêtement passe sans transition à un épithélium composé de cellules cylindriques plus hautes et en tout point semblables aux cellules de l'épithélium stomacal. Elles ont un noyau assez volumineux et plus ou moins allongé. Leur pôle distal ne porte pas de cuticule bien nette, mais des cils y sont visibles. Entre ces cellules on rencontre fréquemment et en nombre toujours plus grand à mesure qu'on approche de l'estomac, des cellules glandulaires, les « Becherzellen », signalées par CARAZZI (2). Ces cellules se rattachent aux types décrits dans l'épithélium stomacal : ce sont tantôt des cellules granuleuses éosinophiles, tantôt des cellules granulo-muqueuses, tantôt des cellules muqueuses caractéristiques à protoplasme clair et réticulé.

On peut également trouver dans cette région de l'épithélium quelques amibocytes. Enfin, contrairement à ce qu'a observé LIST, toutes ces cellules s'insèrent sur une basale peu épaisse mais nette.

Nous avons, au cours des trois derniers chapitres, examiné la constitution et le rôle des divers organes qui composent l'appareil digestif de *Gryphea*. Nous avons étudié les palpes labiaux avec leur revêtement vallonné très particulier. Dans l'estomac nous avons mis en lumière la disposition de la flèche tricuspide, disposition particulière autorisant une hypothèse très différente de celle qu'on admet généralement sur son rôle, puisque selon nous la flèche

(1) LIST, *op. cit.*, p. 284.

(2) CARAZZI, Contributo all'istologia e alla fisiologia dei Lamell. *Mitt. Z. St. Neapel*, XII, 1896.

tricuspide se présente chez *Gryphea* comme un véritable appareil de trituration; de plus, nous avons constaté que son mode de sécrétion se rapproche assez de celui des formations palléales. Dans la partie tubulaire de l'estomac nous avons rencontré le stylet cristallin qui nous a paru, contrairement aux opinions émises, sécrété par toute la surface du cæcum et par une spécialisation des cellules épithéliales de ce canal. Après avoir dit quelques mots de la glande digestive, nous devons examiner maintenant la disposition des appareils circulatoire et respiratoire : ce sera l'objet du chapitre suivant.

CHAPITRE VIII

Appareil sanguin

L'appareil sanguin de *Gryphea* comprend, comme celui de tous les Acéphales, un cœur recevant le sang hématosé revenant de branchies et le renvoyant dans les diverses parties du corps; des artères; des veines canalisant le sang; enfin des lacunes sanguines baignant les organes.

I. — Système circulatoire.

Le CŒUR est situé au-dessous de la masse viscérale et au-dessus du muscle adducteur, à peu près au centre géométrique de l'animal. Il est renfermé dans une cavité presque close nommée péricarde, mais qui n'a rien à voir avec la circulation. Le plancher de cette cavité est composé par le muscle adducteur, l'estomac tubulaire, la masse viscérale et le rectum, sur le pourtour; par les lobes du manteau, auxquels d'ailleurs la membrane péricardique n'est pas adhérente, sur les côtés.

Le cœur comprend un ventricule et deux oreillettes. Le ventricule est placé dans la région aborale, les deux oreillettes latéralement dans la région orale. Au repos le ventricule

est fusiforme, allongé dorso-ventralement et un peu obliquement dans le sens antéro-postérieur. En se contractant il devient oviforme et globuleux.

Dans sa partie antérieure dorsale se trouve l'embouchure de l'aorte antérieure; un peu en arrière s'abouche un autre vaisseau plus petit, l'aorte postérieure. Comme chez *Teredo*, le ventricule est nettement ventral par rapport au rectum dont il est entièrement séparé.

Les oreillettes sont placées symétriquement à la suite du ventricule. Elles ne le touchent que par les points de communication situés à droite et à gauche dans la région inférieure du ventricule. D'autre part, les oreillettes sont adhérentes au muscle adducteur des valves. Elles reçoivent chacune une grosse veine afférente qui débouche du côté ventral.

Tandis que le ventricule est hyalin, blanchâtre, à surface lisse, les oreillettes, de forme plus ou moins globuleuse sont brunes, opaques et présentent des parois chagrinées et froissées. La communication auriculo-ventriculaire est très étroite et possède une valvule permettant au sang d'entrer dans le ventricule, mais s'opposant à son retour dans l'oreillette.

Le ventricule est le siège de contractions lentes et importantes qui ont pour effet de lancer le sang dans les artères. Il se gonfle fortement, formant une boule qui cache en partie les oreillettes, puis se contracte d'une façon plus ou moins régulière d'arrière en avant. Ces contractions se succèdent à intervalle plus ou moins rapproché; on en compte environ une quinzaine par minute. Il est très facile de suivre les mouvements du cœur pendant quelque temps, sur un animal dont on a enlevé une valve : il suffit de déchirer le manteau au-dessus du muscle adducteur; on aperçoit le péricarde dont la membrane est assez fine pour permettre de suivre les mouvements du cœur. On voit une boule qui se forme dans la région ventrale du péricarde, se gonfle, puis se porte dans la région dorsale en diminuant de volume. Elle reste un instant dans cette position, puis se reforme en arrière. On peut d'ailleurs déchirer le péricarde pour voir le ventricule à nu; chez les sujets très maigres le ventricule se voit même à travers le manteau.

Le cœur présente des parois assez fines. Dans la partie auriculaire la paroi se compose d'une couche de cellules globuleuses dont le cytoplasme est très clair, mais semé de grosses granulations pigmentaires brunes qui donnent à l'oreillette sa couleur particulière. Cette couche de cellules repose sur une assise conjonctive très fine, formée de fibres élastiques très serrées. A l'intérieur de cette assise se trouve une couche formée de fibres conjonctives et de fibres musculaires. Les fibres musculaires sont peu nombreuses et grêles en comparaison de



FIG. XXXI. — Section à travers la région péricardique : Aa, aorte antérieure; Av, troncs des artères ventrales; B, bulbe aortique; v1, valvule aortique; G, glande génitale; rp, canal reno-péricardique; n, pavillon néphridien; V, ventricule; v3, valvule auriculo-ventriculaire; O, oreillette; b, tissu excréteur (bojanien); v2, valvule aortique postérieure; R, rectum; aop, aorte postérieure; P, péricarde; M, muscle adducteur des valves (x 8).

celles des parois ventriculaires. Elles sont orientées pour la plupart obliquement par rapport au grand axe de l'oreillette. Nous n'avons pu reconnaître à l'intérieur de la couche conjonctivo-musculaire d'endothélium tapissant les parois.

L'oreillette débouche dans le ventricule par un orifice assez remarquable en raison de la valvule qu'il possède. L'oreillette semble pousser à l'intérieur du ventricule un bec de flûte. Les parois de ce canal auriculo-ventriculaire sont très épaisses et très musculeuses.

Le ventricule est remarquable par la finesse de ses parois lorsqu'il est distendu. Cette paroi est composée essentiellement d'une couche de cellules conjonctives très fines, disposées extérieurement et donnant au ventricule un aspect lisse. Au-dessous de cette couche conjonctive se trouve une assise de fibres musculaires de dimensions très inégales et de direction très variables. Ces fibres sont lisses et très fines. Elles sont groupées en faisceaux anastomosés entre eux, qui forment autour du ventricule un réseau très élégant, dans lequel le ventricule semble enserré comme une balle dans un filet. Au-dessous de cette assise le tissu conjonctif semble former un très mince chorion sur lequel on peut parfois distinguer un endothélium très ténu (fig. XXXIII, A.).

Le ventricule fournit, nous l'avons vu, deux vaisseaux : antérieurement l'aorte antérieure, postérieurement l'aorte postérieure. Ce dernier vaisseau, qui n'existe pas chez tous les Acéphales (Moule), n'a pas la même importance que l'aorte antérieure; il ne donne aucune artère viscérale, mais se dirige aussitôt après son abouchement avec le ventricule, vers la partie postérieure du corps. A la hauteur du muscle, il s'incurve ventralement et s'applique contre la face antérieure du muscle. Il se termine bientôt après avoir donné naissance aux artères qui irriguent le muscle. Au niveau de son coude brusque, cette aorte donne un vaisseau de calibre moyen qui, suivant la direction première de l'aorte, gagne la partie postérieure du corps et irrigue le rectum.

L'aorte antérieure a une importance beaucoup plus grande. C'est un vaisseau d'un gros diamètre qui, partant du ventricule, se dirige vers la partie antérieure du corps. Peu après son abouchement avec le ventricule elle présente un renflement d'où partent plusieurs vaisseaux : c'est le bulbe de l'aorte. Entre le bulbe et le ventricule l'aorte antérieure, comme l'aorte postérieure a son abouchement avec le ventricule, présente une valvule destinées à empêcher le sang de revenir au cœur (fig. XXXI, V1, v2). Après le bulbe l'artère gagne, par un trajet plus ou moins rectiligne, la partie antérieure du corps.

Jusqu'environ à la hauteur de la naissance des branchies, elle est rejetée un peu sur le côté dorsal droit. Mais alors elle s'infléchit légèrement et se trouve sur le côté dorsal gauche. C'est à ce moment qu'elle passe sous l'intestin moyen. Peu après elle revient dans la région droite de la partie dorsale : c'est à peu près le niveau de la terminaison des lobes du manteau. L'aorte suit la courbure de la partie céphalique de l'animal et passe sous la glande ligamentaire, mais un peu à droite de celle-ci. Elle se porte ensuite vers la région antérieure ventrale où elle se termine en tant qu'aorte. Dans le trajet de cette aorte nous pouvons relever plusieurs moments distincts qui peuvent faciliter l'exposé de la disposition du système artériel. Nous examinerons successivement les artères qui naissent de la région du bulbe, de la région inférieure où l'aorte est dorsale, ensuite de la région où l'aorte est ventrale, enfin de la région antérieure de l'aorte.

Dans la région du bulbe l'aorte émet ventralement deux gros troncs artériels et une artère simple. L'artère simple quitte le bulbe à droite et se dirige ventralement sur la face droite de la masse viscérale (fig. XXXII, 3). Elle donne des artéριοles qui irriguent la région superficielle droite puis s'infléchit vers la région postérieure du corps et court super-

ficiellement sur la face droite de l'estomac tubulaire et sous l'intestin récurrent. Elle irrigue ainsi la région tégumentaire et la portion de glande génitale qui entoure l'estomac tubulaire.

Les deux gros troncs artériels qui partent du bulbe se dirigent comme l'artère précédente, vers la région ventrale. L'un de ces troncs part vers le côté droit, l'autre vers le côté gauche de l'animal. Le premier tronc donne une grosse artère qui, passant sous l'intestin récurrent, se dirige ventralement et un peu antérieurement jusque vers le milieu de l'estomac tubulaire (fig. XXXII, 4). Dans cette partie de son trajet elle émet d'abord une petite artère superficielle qui remonte vers la glande digestive qu'elle irrigue en partie. Ensuite elle donne une assez forte artère qui se dirige vers la région postérieure, mais en passant sur l'intestin récurrent auquel elle fournit un grand nombre d'artéριοles (fig. XXXII, 5). L'artère principale s'infléchit un peu en arrière et contourne l'estomac tubulaire au niveau de son début; elle passe ventralement contre lui et se dirige sur sa face gauche vers sa terminaison postérieure en émettant un très grand nombre d'artères de second ordre et d'artéριοles qui pénètrent sous l'épithélium de l'estomac tubulaire.

Le second tronc quitte le bulbe un peu sur la gauche et suit tout d'abord un trajet à peu près parallèle à celui du premier tronc (fig. XXXII, 6); il passe sous l'intestin et se dirige assez nettement à gauche. Vers le milieu de la masse viscérale ce tronc donne deux grosses artères : l'une de ces artères s'infléchit aussitôt après la bifurcation vers la face droite et, passant entre l'intestin récurrent et l'estomac tubulaire, vient courir sur la face droite de ce dernier jusqu'à sa terminaison postérieure (fig. XXXII, 6). L'autre artère reste dans la région gauche où le tronc l'avait amenée et se dirige antérieurement vers la face ventrale (fig. XXXII, 7); elle décrit assez superficiellement une courbe parallèle à la limite ventrale

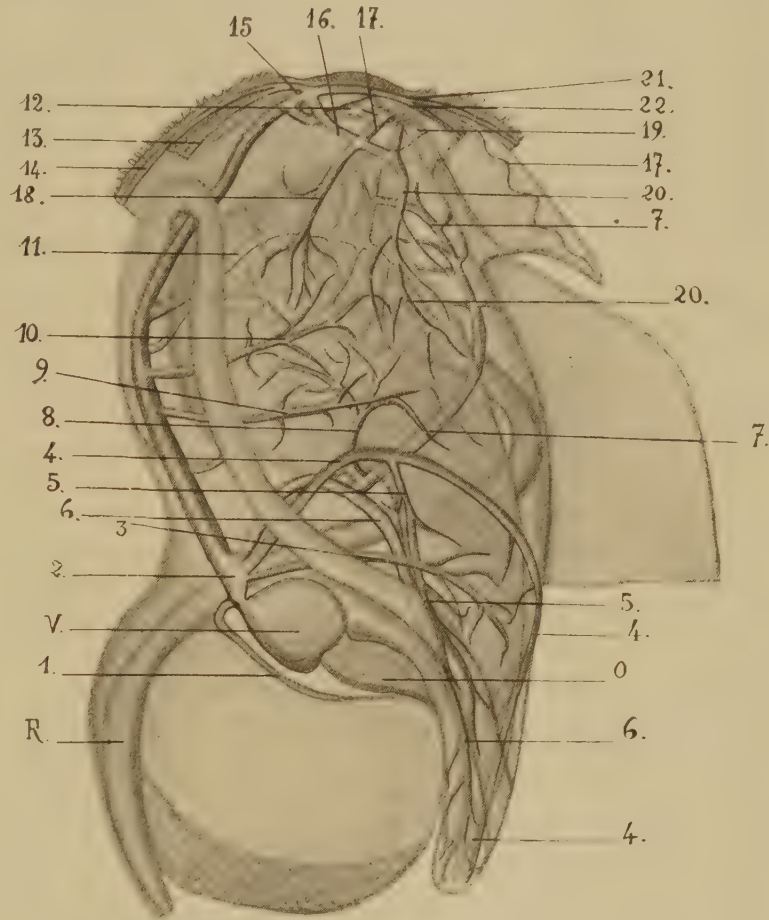


FIG. XXXII. — Disposition des artères chez *Gryphea* : R, rectum; V, ventricle; O, oreillettes; 1, artère aorte inférieure; 2, bulbe aortique; 3, 5 et 6, artères gastriques postérieures; 7, artère ventrale antérieure; 8, 9, 10, artères hépatiques; 11, artère ventrale gauche; 12, artères labiales; 13, 14, 15, artères palléales; 16, artères labiales et hépatiques; 17, artère labiale; 18, 20, artères hépatiques; 21, 22, artères palléales.

de la masse viscérale et se termine dans la région céphalique ventrale. Au cours de son trajet superficiel elle émet diverses artères de second ordre qui répandent le sang dans les téguments et dans la partie gauche de la glande digestive. Peu après sa séparation du tronc aortique, avant d'avoir atteint la face gauche du corps, elle donne naissance à une autre artère (fig. XXXII, 8) qui remonte très brusquement vers la face droite et vient irriguer la région profonde de la glande digestive et les parois de l'estomac utriculaire. Elle se divise à cet effet en plusieurs branches ramifiées dans la masse du foie.

Enfin, du bulbe part encore une petite artère qui se porte sur la membrane péricardique droite et s'y divise en artérioles : ce vaisseau n'est pas figuré sur la figure XXXII.

En résumé, le bulbe aortique donne naissance à trois troncs ou artères d'où partent tous les vaisseaux nécessaires à l'entretien de la région postérieure de la masse viscérale, y compris l'estomac tubulaire, de sa région ventrale gauche et en partie du foie et de l'estomac.

Après le bulbe l'aorte se rétrécit légèrement et devient un fort vaisseau d'environ deux millimètres de diamètre chez un animal de taille moyenne. Dans cette région l'aorte émet quelques petites artères. A droite partent entre autres une artère hépatique superficielle (fig. XXXII, 9) et une artère hépatique profonde (*ibid.*, 10).

L'aorte remonte bientôt sur la face droite et s'infléchit peu à peu ventralement. Dans cette région elle donne naissance à un grand nombre de vaisseaux qui irriguent les organes de la partie antérieure du corps. Elle donne à l'endroit de la soudure des lobes libres du manteau un tronc artériel (fig. XXXII, 15) qui se divise bientôt en deux pour donner les artères marginales dorsales du manteau, l'une droite, l'autre gauche (fig. XXXII, 13 et 14). Ces artères courent dans la partie moyenne du bourrelet marginal du manteau.

Entre le passage sous l'intestin et la naissance des artères marginales, l'aorte donne ventralement deux gros troncs : le premier appartient entièrement à la région droite du corps (fig. XXXII, 16). Il donne bientôt deux artères importantes, l'une vers l'extrémité céphalique, l'autre vers la partie postérieure. La première pénètre dans le palpe externe droit (fig. XXXII, 17) par sa partie buccale, s'infléchit pour gagner le bord libre et court ensuite vers la pointe du palpe en décrivant de nombreux festons. De chaque côté de cette artère partent des artérioles très fines et très nombreuses, parallèles entre elles et aux stries des palpes et souvent anastomosées. L'autre artère se dirige vers le centre de la masse viscérale (fig. XXXII, 18) et irrigue la partie antérieure droite de la glande digestive. Elle émet des artères secondaires assez régulièrement disposées de part et d'autre du tronc. L'artère principale se divise ensuite en deux artères : l'une remonte un peu pour pénétrer dans le palpe labial externe droit (fig. XXXII, 19) où elle devient l'artère labiale interne. Elle émet, de part et d'autre, des artérioles fines semblables à celles émises par l'artère labiale externe. L'autre branche de l'artère se dirige un peu ventralement vers le centre de la masse viscérale (fig. XXXII, 20), mais reste superficielle. Elle émet de nombreuses ramifications qui apportent le sang aux téguments, à la glande génitale et à la glande digestive de cette région antérieure ventrale.

Non loin de ce tronc et un peu avant lui, prend naissance sur l'aorte un second tronc qui remonte vers la partie antérieure (fig. XXXII, 12) en passant peu à peu à gauche. Il donne coup sur coup deux artères qui pénètrent par le bord buccal dans les palpes internes. L'artère principale continue son trajet, passe brusquement à gauche, puis se coude intérieurement et à droite pour pénétrer dans le palpe externe gauche. Aussitôt que ces trois artères ont pénétré dans leurs palpes respectifs, elles s'incurvent vers le bord libre et donnent une artère labiale externe en tout semblable à celle que nous avons décrite dans le palpe externe droit.

Mais tandis que dans ce palpe l'artère labiale interne venait de l'extérieur, dans les trois autres elle est émise par l'artère labiale principale aussitôt après son entrée dans le palpe et avant qu'elle s'infléchisse pour gagner le bord libre.

L'aorte passe ensuite sous la glande du ligament, un peu sur la droite et se continue superficiellement jusqu'au niveau de la naissance des lobes ventraux du manteau. A cet endroit elle se divise en deux branches (fig. XXXII, 21 et 22) qui pénètrent chacune dans le bourrelet marginal d'un des lobes et donnent les artères marginales ventrales.

Les artères présentent une paroi nettement délimitée. Ce sont des lumières presque toujours ovoïdes et régulières. Elles sont entourées de tissu conjonctif qui se resserre tout autour et forme la première assise de la paroi du vaisseau. L'étroite relation qui unit cette assise aux tissus environnants rend la dissection des artères très difficile; aussi pour l'étude de la distribution des vaisseaux est-on amené à n'employer que des masses à injection solides (gélatine au Chromate de Plomb par exemple), car on est souvent obligé d'ouvrir le vaisseau pour vérifier sa situation. Cette première couche ne présente rien de particulièrement remarquable : elle est composée de fibres élastiques et de cellules conjonctives (fig. XXXIII, D.).

On peut distinguer au-dessous de cette zone et sans délimitation précise avec elle, une assise musculaire qui forme une grosse partie de l'épaisseur de la tunique. Elle se compose de fibres musculaires tantôt grêles, tantôt unies en rubans. Ces fibres musculaires sont orientées longitudinalement, mais disposées très irrégulièrement. Chaque fibre est plutôt oblique tantôt dans un sens, tantôt dans un autre; par leur entrecroisement, leur recoupement, leurs bifurcations et leurs anastomoses, elles forment un lacs très serré et inextricable. Entre ces fibres et dans les régions qu'elles laissent libres se trouve du tissu conjonctif riche en fibres élastiques. L'épaisseur de cette couche varie avec le calibre de l'artère et sa nature : elle est assez épaisse pour l'aorte et presque nulle pour les artérioles. Enfin, sous cette assise, tapissant la lumière du canal, se trouve un endothélium. Les cellules endothéliales sont souvent losangiques ou hexagonales et très basses; les bords de la cellule sont ondulés (fig. XXXIII, A.). Les noyaux de ces cellules sont tantôt elliptiques, tantôt presque ronds : ils renferment de la chromatine en morceaux, mais ne présentent pas de nucléole.

LE SYSTÈME VEINEUX est assez réduit; il est coupé en deux endroits par des appareils spéciaux jouant un rôle bien déterminé, l'appareil excréteur et l'appareil respiratoire. Nous nous bornerons à indiquer les principaux modes de retour du sang au cœur.

Les artérioles déversent le sang venu du cœur par les aortes dans le tissu conjonctif avoisinant les divers organes. A partir de ce moment le sang n'est pour ainsi dire plus endigué et les échanges se font entre les cellules intéressées et le liquide sanguin contenu dans les

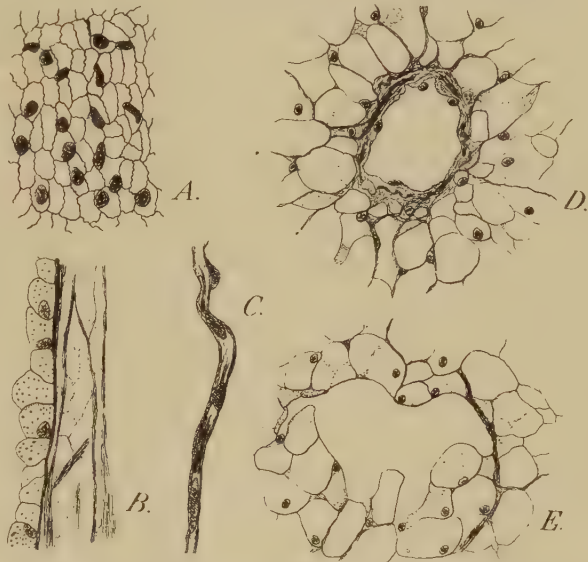


FIG. XXXIII. — Parois des vaisseaux sanguins : A, endothélium artériel; B, paroi auriculaire; C, paroi ventriculaire; D, section d'une artère; E, section d'un vaisseau veineux.

lacunes. Il est absolument impossible de donner une description détaillée des lacunes sanguines; leur disposition varie d'ailleurs d'un individu ou d'un âge à l'autre. Une lacune est une zone où le tissu conjonctif est lâche, où manquent les cellules globuleuses et où, par conséquent, le sang peut circuler librement. Le sang peut s'infiltrer entre les cellules conjonctives comme dans les capillaires. Après avoir vagabondé dans les diverses régions du corps le sang se trouve peu à peu poussé *a tergo* par le sang hématosé que déversent sans cesse les artères. Il finit alors par tomber dans les veines, grands sinus collecteurs plus ou moins bien endigués qui se chargent de l'amener aux organes que les artères ne touchent pas, savoir l'appareil excréteur et l'appareil respiratoire.

La circulation à travers l'organe excréteur, souvent nommé organe de BOJANUS, se fait normalement, c'est-à-dire que la totalité du sang revenant des viscères, tombe plus ou moins directement dans les lacunes de l'appareil excréteur et n'en sort qu'après avoir traversé une partie plus ou moins grande de cet organe.

Il n'en est pas de même du système respiratoire : la circulation s'y fait d'une manière anormale : Les branchies ne reçoivent que du sang provenant de l'organe bojanien, mais les lacunes de cet organe communiquent avec une grosse veine afférente du cœur qui peut ramener directement le sang à l'oreillette sans passer par la branchie. Ainsi la branchie est placée non en série avec le reste de l'appareil circulatoire, mais en dérivation sur les vaisseaux qui ramènent le sang au cœur. Cette disposition qui a été reconnue chez la Moule par SABATIER, est assez curieuse, car la branchie placée en dérivation sur de grosses veines semble devoir être laissée de côté par la presque totalité du courant sanguin, le sang revenant plus volontiers au cœur par les communications directes que par les capillaires de la branchie. Nous aurons à revenir plus bas sur cette disposition en étudiant la branchie et nous nous bornerons ici à donner quelques indications sur les principales voies de retour du sang au cœur.

Le sang provenant de la masse viscérale passe tout entier par l'organe excréteur. Il n'en est pas de même du sang revenant des palpes labiaux qui se déverse directement dans les vaisseaux ramenant le sang à l'oreillette; de même le sang revenant du manteau est en grande partie déversé directement dans les veines afférentes du cœur. Cette particularité n'a rien d'étonnant car il faut se rappeler que chez tous les Lamellibranches les branchies ne sont pas seules à jouer un rôle respiratoire. Tous les tissus extérieurs ont des échanges avec le milieu, notamment les palpes et le manteau. La riche vascularisation et les grandes lacunes de ces organes rendent très efficace leur respiration.

Avant d'aborder l'étude de l'appareil respiratoire, nous devons dire quelques mots sur la structure des tissus qui sont intéressés par la circulation.

La structure des veines est on ne peut plus simple. Seule la couche conjonctive externe est représentée et encore ne l'est-elle sous forme de couche que dans les gros troncs veineux afférents au cœur. Les parois sont alors formées de tissu fibrillaire très mince, se continuant partout très régulièrement avec le tissu conjonctif avoisinant. Partout ailleurs les veines ne sont que des espaces où le tissu conjonctif manque. Les vaisseaux veineux sont loin d'être aussi réguliers que les artères; leur forme varie énormément : ce sont des lumières dont la section est rarement ronde ou ovale, mais affecte les formes les plus diverses. Ce sont plutôt des séries de lacunes que des vaisseaux proprement dits. Leurs parois ne sont la plupart du temps que les éléments conjonctifs avoisinants (fig. XXXIII, E.). Ce sont tantôt des cellules globuleuses, tantôt des cellules fibreuses conjonctives ou musculaires.

Les veines afférentes du cœur montrent assez nettement une couche conjonctivo-musculaire; leur structure rappelle assez celle des oreillettes du cœur.

II. — Appareil respiratoire.

Nous avons vu que la fonction respiratoire était dévolue à plusieurs organes, notamment aux palpes labiaux et aux lobes du manteau; néanmoins il existe un appareil respiratoire bien déterminé : la branchie. La disposition de la branchie est assez compliquée. Pour pouvoir donner une idée de sa conformation nous serons amené à la décomposer en ses éléments les plus petits, afin de pouvoir comprendre leur agencement.

Les branchies sont des lames de tissu qui flottent ventralement entre les deux lobes du manteau. On compte quatre lames, deux gauches et deux droites, symétriques les unes par rapport aux autres. Ces lames sont réunies entre elles par tous leurs bords d'insertion en sorte que du côté ventral de l'animal on ne peut en aucun endroit apercevoir la masse viscérale ni aucun organe. Cette disposition particulière, due à la soudure médiane des deux lames internes est possible grâce à l'absence de pied.

Chaque lame branchiale est composée de deux feuillets accolés, un feuillet direct et un feuillet réfléchi : le feuillet direct est en dedans du feuillet réfléchi. Les feuillets directs d'un même côté se rejoignent à leur base; les feuillets réfléchis externes s'insèrent au manteau; les feuillets réfléchis internes s'insèrent ensemble au corps. Sur toute leur longueur les feuillets réfléchis externes sont adhérents au manteau; les feuillets directs et les feuillets réfléchis internes sont insérés sur la masse viscérale jusqu'à la hauteur du muscle. A partir de là ils sont libres par rapport au corps, mais leurs bords d'insertion sont maintenus par des lamelles de tissu tenant les feuillets réfléchis écartés des feuillets directs. Ces lamelles disposées à quelques millimètres les unes des autres vont d'un bord d'insertion à l'autre, c'est-à-dire de la base du feuillet réfléchi externe à la base des feuillets directs et de la base de ceux-ci à la base des feuillets réfléchis internes. On a ainsi dans la région inférieure des branchies une lame ajourée, véritable treilli à maille rectangulaire disposée sur quatre rangées.

Les branchies prennent naissance au-dessous des palpes labiaux, sous la forme d'une lame très courte qui augmente très rapidement de hauteur. Dans la région antérieure et moyenne du corps les branchies suivent la courbure de la masse viscérale et du bord du manteau. Dans la région postérieure, à partir du muscle, elles ne suivent plus la même courbure que la masse viscérale, mais une courbure moindre. Il s'ensuit que la zone d'insertion remonte progressivement sur les lobes du manteau et que les lames branchiales deviennent de plus en plus courtes; dans la région postérieure du corps elles arrivent au bourrelet marginal du manteau : c'est l'endroit où se termine l'appareil branchial.

Cette disposition des branchies partage l'espace compris entre les lobes du manteau en deux chambres nettement distinctes et sans communications entre elles si ce n'est à travers les branchies; l'une abrite les branchies : c'est la chambre inhalante qui reçoit toute l'eau qu'utilise l'animal tant pour ses échanges respiratoires que pour sa nutrition, car le passage à travers les branchies prive l'eau non seulement des gaz nécessaires à la combustion de l'organisme, mais encore de tous les corps qu'elle tient en suspension. L'autre chambre est formée en arrière de la zone d'insertion des branchies : c'est la chambre cloacale qui reçoit

l'eau utilisée et la laisse s'évacuer au dehors; c'est là que débouchent l'anus et les conduits génitaux et urinaires.

Connaissant la disposition des feuillets branchiaux, il nous suffira d'examiner une lame quelconque de cet appareil, les trois autres étant exactement semblables.

A l'œil nu on peut constater que la lame est striée et paraît formée d'une succession de filets accolés les uns aux autres. Si l'on exerce une traction latérale sur la branchie elle se déchire entre deux saillies. Sur son bord libre, la branchie présente une bande plus claire et lisse sur la nature de laquelle nous reviendrons. Enfin, si l'on essaye de séparer un feuillet direct d'un feuillet réfléchi, on constate que des trabécules analogues à ceux qui déterminent la lame ajourée d'insertion des branchies, relient certains filets d'un feuillet à un filet correspondant de l'autre feuillet. Ces lamelles donnent à la branchie une plus grande rigidité et maintiennent les deux feuillets écartés l'un de l'autre : ce sont les jonctions interfoliaires.

Si nous écartons délicatement l'un de l'autre les deux feuillets en sectionnant les jonctions interfoliaires, et que nous examinions avec une forte loupe un lambeau de feuillet, nous constaterons que la disposition des éléments est très compliquée. Les saillies visibles à l'œil nu dont la branchie semble composée, sont à leur tour formés par l'accolement d'un certain nombre de filets très ténus et rigoureusement parallèles les uns aux autres; ces filets groupés en arc de cercle sur une demi-circonférence forment une lame convexe extérieurement qui est la saillie visible à l'œil nu.

Deux saillies contiguës sont insérées sur une même bande de tissu que nous appellerons « bande longitudinale d'insertion ». De temps à autre cette bande reçoit une lamelle qui va rejoindre une bande analogue d'un feuillet vis-à-vis : c'est une des jonctions interfoliaires dont nous avons parlé. De loin en loin ces bandes sont réunies les unes aux autres par des trabécules étroits et très régulièrement disposés; quand on regarde la branchie par la face interne, ces liaisons donnent avec les bandes longitudinales d'insertion un réseau rectangulaire très régulier et très élégant (fig. XXXIV, A.). Ces trabécules sont les jonctions interfilamentaires.

En résumé, nous reconnaissons trois éléments dans la branchie : des saillies composées de filets très fins groupés en arc de cercle; des bandes longitudinales d'insertion reliant deux saillies contiguës et des lamelles établissant des jonctions interfilamentaires et réunissant régulièrement les bandes d'insertion. Nous allons étudier la structure de ces trois éléments.

UNE SAILLIE de la branchie comprend généralement treize filets branchiaux. Un filet branchial est un tube de calibre très petit, aplati dans le sens antéro-postérieur, à l'intérieur duquel circule le sang. Le feuillet branchial est normalement libre, c'est-à-dire qu'il n'est pas adhérent-aux filets contigus. Par la fente réservée entre les deux filets l'eau peut passer aidée par le mouvement très actif et très puissant de cils vibratiles dont nous constaterons plus loin la présence (fig. XXXVI). Toutefois, de place en place les filets d'une même saillie sont réunis par leur côté interne à une lamelle qui les rend solidaires les uns des autres et les fixe à une bande longitudinale d'insertion. Cette lamelle est la partie extrême d'une jonction interfilamentaire ainsi que le montre la figure XXXV.

Les filets branchiaux dessinent donc à leur tour un réseau rectangulaire, mais tandis que les mailles du réseau interne sont presque carrées, celles du réseau externe sont très allongées. Ce sont de véritables fentes branchiales; leur longueur est la même que celle des mailles internes puisqu'elles sont déterminées par la même cloison : les jonctions interfilamentaires; mais les treize filets branchiaux qui constituent par leur accolement la saillie, recoupent l'espace longitudinal de la maille interne en douze fentes branchiales. Une fente

branchiale est donc un espace en forme de boutonnière (fig. XXXIV) formé sur les côtés par la paroi des filets branchiaux et, à ses extrémités, par les jonctions interfilamentaires.

Un filet branchial est un tube creux dont la lumière est moins large que ne le sont les parois. La région externe du filet est tapissée de cellules épithéliales foncées pourvues de noyaux ronds assez volumineux (fig. XXXIV, C.); le cytoplasme est granuleux et la cellule est assez fortement ciliée. Dans cette région on rencontre souvent des cellules muqueuses coincées entre les cellules épithéliales, ainsi que des cellules granuleuses éosinophiles en tout identiques à celles du manteau

et des autres muqueuses du corps. De chaque côté de ces cellules épithéliales on remarque des éléments peu différents mais moins réguliers et moins ciliés que ceux du centre; ils occupent les coins externes des filets (fig. XXXIV). Sur les côtés se trouvent des cellules très remarquables. Ce sont des éléments plutôt bas, pourvus dans la région moyenne d'un volumineux noyau rond, granuleux et sans nucléole. Le cytoplasme de ces cellules est très clair dans la région proximale; au contraire, le pôle distal est finement granuleux et opaque (fig. XXXVI). On constate sans peine qu'il présente une striation très marquée; les stries s'arrêtent la

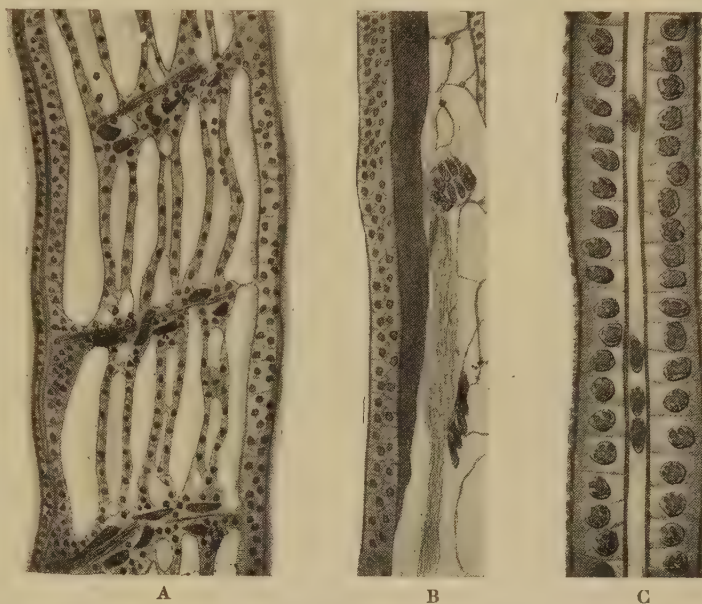


FIG. XXXIV. — Coupes longitudinales d'un feuillet branchial montrant en A la région d'insertion des filets branchiaux et les jonctions interfilamentaires; en B la section d'une bande longitudinale d'insertion; en C la section d'un filet branchial dans la région supérieure. (A et B x 250; C x 650).

plupart du temps autour du noyau et semblent converger vers lui. La cellule est surmontée de grosses plaques foncées d'où partent des cils remarquables. Ces plaques représentent les corpuscules basilaires des cils et la striation de la cellule est due à leurs racines. Ces cils ne ressemblent à rien de ce que nous avons pu observer jusqu'ici dans l'économie. Ils sont gros et extrêmement longs, puisqu'ils ont en moyenne une fois et demie la longueur de la cellule qui les porte. De plus, ils ne sont pas libres mais groupés en faisceaux qui s'insèrent sur une des plaques basilaires que nous venons de signaler et qui doit correspondre à la fusion des corpuscules individuels de chaque cil (fig. XXXVI). Le filet présente trois à quatre faisceaux ciliaires de chaque côté. Ces faisceaux quittent la cellule dans une direction à peu près perpendiculaire mais se courbent bientôt vers la partie extérieure du filet; aussi les coupes longitudinales ne donnent que la partie proximale de cette ciliation. Sur une coupe perpendiculaire aux filets on voit aisément la disposition de ces appareils: ce sont de véritables pelles agissant synchroniquement, ainsi qu'on peut le voir sur une préparation *in vivo*. Ces cils se rabattent lentement en avant pour se rejeter brusquement en arrière. Comme ils sont placés dans la fente branchiale on conçoit aisément le rôle qu'ils jouent pour faire progresser l'eau à travers les branchies. Le mouvement est très régulier; ils

se contractent, si l'on peut dire, environ 120 à 150 fois à la minute : cette contraction se propage de l'un à l'autre très régulièrement, en sorte que sous le microscope une préparation vivante montre comme une chaîne qui glisse le long des filets branchiaux.

La paroi du filet branchial tournée vers l'intérieur est composée de cellules épithéliales peu ordonnées, entourant une région lacunaire conjonctive. Au niveau des nœuds (région des jonctions interfilamentaires), elles entrent en relation avec le tissu des jonctions interfilamentaires. La base de ces diverses cellules repose sur une mince épaisseur de tissu conjonctif qui délimite la lumière du canal branchial. Sur les côtés, dans la région correspondant aux bases des cellules à faisceaux ciliaires, on remarque une différenciation spéciale de ce tissu conjonctif. C'est une bande opaque placée longitudinalement de chaque côté du filet. Cette bande est une languette chitinoïde qui parcourt le filet d'une extrémité à l'autre et en constitue le squelette : c'est une languette de soutien.

Il est important de montrer maintenant les rapports que ces éléments ont avec le reste de la branchie. C'est au niveau des jonctions interfilamentaires que se font les diverses communications entre les filets et l'appareil placé au dedans d'eux. Avant d'entrer dans ces détails nous devons étudier cet appareil interne auquel sont pendus les filets branchiaux groupés en saillie.

Les filets branchiaux, nous l'avons vu, se groupent en arc de cercle au nombre de treize pour constituer une saillie. Ces saillies se rejoignent par leurs extrémités. Leur jonction est supportée par un épaissement des tissus débordant à l'intérieur et constituant les bandes longitudinales d'insertion.

UNE BANDE LONGITUDINALE D'INSERTION se compose, du côté interne, d'un épithélium bas composé de cellules épithéliales foncées, pourvues d'un noyau rond, et ciliées. Entre ces cellules se trouvent des cellules muqueuses et des cellules granuleuses éosinophiles. Cet épithélium rappelle celui qui coiffe le filet branchial extérieurement; les cellules s'insèrent sur un mince chorion qui limite une cavité très vaste, formant à elle seule une bonne partie de l'épaisseur de la bande longitudinale; cette cavité est un vaisseau sanguin. La partie externe de cette bande longitudinale est composée de tissu conjonctif au sein duquel se montrent diverses différenciations particulières. Ce tissu limite du côté interne le vaisseau sanguin que nous venons de signaler. De chaque côté le tissu conjonctif est en relation avec les cellules du premier filet branchial d'une saillie. Au centre, entre deux saillies contiguës, il est recouvert d'un épithélium faisant régulièrement suite à celui des derniers filets branchiaux (fig. XXXV), et présentant la même disposition qu'eux, à telle enseigne que l'on doit considérer ces bandes longitudinales qui relient une saillie à l'autre comme un filet branchial différencié, écrasé et ouvert et ayant subi un développement anormal par rapport aux autres.

L'épithélium présente, en effet, quelques cellules épithéliales indifférentes, puis trois ou quatre cellules à faisceau ciliaire analogues à celles des filets branchiaux; viennent ensuite des cellules épithéliales finement ciliées parsemées d'éléments muqueux et granuleux éosinophiles. Ces diverses cellules correspondent à l'épithélium de la face externe du filet; on trouve ensuite à nouveau quelques cellules à faisceau ciliaire et on rejoint bientôt le premier filet de la saillie suivante.

Au-dessous de cet épithélium se trouvent divers éléments : tout d'abord deux bandes chitinoïdes analogues à celles que nous avons vues à l'intérieur des filets branchiaux, mais beaucoup plus volumineuses. Ces bandes de soutien sont orientées obliquement : elles ont en coupe la forme d'une ellipse dont un des côtés serait étiré. En arrière de ces bandes de soutien est placé un filet nerveux qui court longitudinalement dans chaque bande longitudinale et

qui se rattache au nerf branchial qui est placé dans le vaisseau sanguin de la base des branchies.

Au niveau des jonctions interfilamentaires qui réunissent deux bandes voisines, on voit au-dessous des bandes de soutien et du nerf, de fortes fibres musculaires groupées en faisceau et qui coupent transversalement les bandes longitudinales. Ces faisceaux musculaires appartiennent autant aux jonctions interfilamentaires qu'aux bandes longitudinales d'insertion. Les jonctions qui réunissent les feuillets internes aux feuillets externes se rattachent, nous l'avons vu, aux bandes longitudinales (fig. XXXV). Dans ces régions, l'épithélium qui recouvre en arrière la bande longitudinale manque et celle-ci se continue par une épaisse langue de tissu conjonctif qui va rejoindre une bande longitudinale située vis-à-vis et forme ainsi une jonction interfoliaire.

La disposition des tissus qui rejoignent les saillies entre elles représentent, avons-nous dit, un filet branchial différencié. Nous sommes ainsi amenés à penser que les bandes longitudinales sont une complication de la branchie qui, dans un état plus primitif, devait être formée simplement par la juxtaposition des filets branchiaux non groupés en saillie. La nécessité d'obtenir une plus grande surface aurait amené la branchie à se plisser, déterminant les saillies; le filet branchial se trouvant dans la région interne du pli aurait été appelé à se modifier et à devenir une bande longitudinale d'insertion : c'est pourquoi il présente encore toutes les particularités du filet branchial : même revêtement, même disposition des cellules à faisceaux ciliaires, bandes chitinoïdes de soutien et vaisseau sanguin. La branchie qui nous occupe représente donc un appareil compliqué dans lequel on peut encore reconnaître la disposition de l'appareil simple qui l'a formé.



FIG. XXXV. — Coupe transversale à travers un feuillet branchial. On voit deux bandes longitudinales d'insertion avec le vaisseau sanguin qui les parcourt et une bande longitudinale se prolongeant vers le feuillet vis-à-vis par une jonction interfoliaire. Trois appareils de soutien sont figurés à ces trois bandes longitudinales. On voit ensuite les filets branchiaux groupés en arc de cercle et présentant chacun un appareil de soutien. La coupe passe par une région de jonctions interfilamentaire en sorte que les filets branchiaux sont solidaires les uns des autres (x 175).

L'étude des JONCTIONS INTERFILAMENTAIRES nous permettra de comprendre la disposition générale des éléments que nous venons de décrire. La jonction pénètre à l'intérieur de la saillie. C'est une fine lame de tissu conjonctif qui réunit les filets branchiaux entre eux et s'insère de part et d'autre sur les bandes longitudinales. Ce tissu présente à un certain niveau des fibres musculaires qui courent sous la base des filets en faisant intérieurement le tour des saillies. La jonction interfilamentaire est parsemée de lacunes qui communiquent d'une part avec les canaux des filets branchiaux et, d'autre part, avec le gros canal longitudinal. Ainsi, à son niveau, les filets branchiaux sont en communication indirecte entre eux et en communication directe avec un canal longitudinal commun.

A ce niveau également les bandes de soutien se rattachent, par un petit trabécule de même nature, aux bandelettes de soutien interne des premiers filets branchiaux. De même

la bandelette de soutien externe de ce filet se rattache par une anastomose à la bande de soutien externe du filet suivant et ainsi de suite. Le squelette de la branchie comprend par conséquent de grosses bandes chitinoïdes disposées par paires à l'intérieur des bandes longitudinales d'insertion; et des bandelettes grêles également groupées par paires et disposées en arc de cercle comme les filets branchiaux qui les contiennent. Au niveau de toutes les jonctions interfilamentaires, une bandelette de soutien est réunie par des petites traverses à la bandelette voisine du filet contigu, ou pour les bandelettes internes du premier filet de la saillie, à la bande de soutien. On a ainsi, si l'on étale une saillie, quatorze échelles juxtaposées, les deux premières ayant un montant extérieur beaucoup plus fort que les autres; l'espace compris entre deux échelles représente la lumière du filet branchial.

De cette description il ressort que chez *Gryphea* les jonctions interfilamentaires sont vasculaires et font communiquer les filets entre eux et à un canal situé dans la bande longi-

tudinale d'insertion des saillies. De plus, la branchie est pourvue de deux systèmes musculaires puissants, l'un courant d'une saillie à l'autre, l'autre réunissant les filets entre eux; le tout est richement innervé.

Avant d'examiner le mécanisme de la respiration, nous devons dire quelques mots de la bande claire et lisse qui recouvre la partie extrême de la branchie et qui s'étend d'un bout à l'autre des lames.

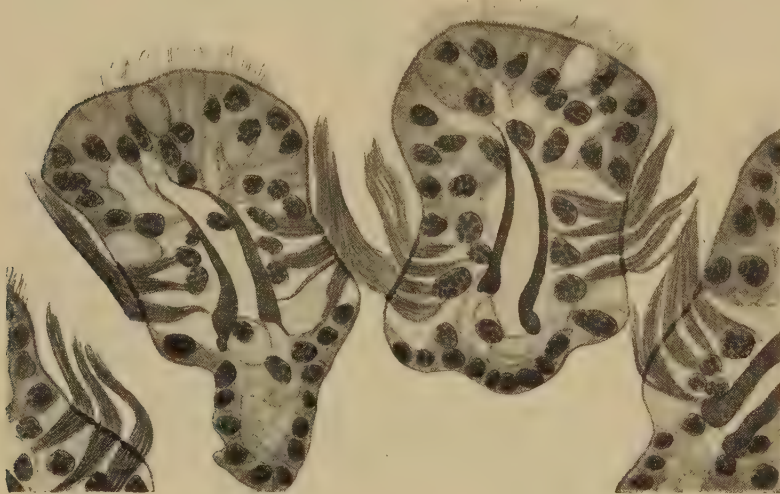


FIG. XXXVI. — Section transversale à travers des filets branchiaux (x 1.000).

Cette bande présente sur une coupe parallèle aux filets, c'est-à-dire transversale, l'aspect d'une gouttière à paroi épaisse. Cette gouttière est formée de tissu conjonctif, surmonté extérieurement d'un épithélium assez haut, composé de cellules épithéliales cylindriques assez fortement ciliées et de cellules muqueuses et granuleuses éosinophiles. Les cils se meuvent régulièrement d'arrière en avant.

Cette différenciation remarquable de la branchie constitue un canal qui, recevant les particules arrêtées par la branchie et acheminées vers lui par les cils des filets branchiaux, amène ces particules vers la région antérieure des branchies jusqu'au contact des palpes labiaux. On est donc en présence d'une gouttière alimentaire.

L'étude détaillée que nous avons faite de la disposition des branchies permet de comprendre rapidement le mécanisme de la respiration.

Le courant d'eau qui assure, outre l'alimentation, l'hématose du sang est provoqué par les puissants faisceaux ciliaires dont les filets sont pourvus.

Le sang circule dans les filets et dans les vaisseaux des bandes longitudinales, dorso-ventralement pour les feuillets directs, ventro-dorsalement pour les feuillets réfléchis. Il va

des vaisseaux afférents situés à la base des feuillets directs aux vaisseaux éfférents situés à la base des feuillets réfléchis.

La présence d'un canal longitudinal parallèle au filet permet au sang d'atteindre la partie extrême et la partie réfléchie des filets sans les traverser entièrement. Il ne faut pas perdre de vue, en effet, que la lumière d'un filet est extrêmement réduite, et, étant donné sa longueur, opposerait au courant sanguin une résistance très élevée. D'autre part les globules du sang étant presque aussi volumineux que la lumière du canal, la branchie serait immédiatement obstruée si un mécanisme spécial n'intervenait pas.

De même le sang passerait en entier par les gros vaisseaux longitudinaux, et même n'arriverait pas à la branchie, si, par un procédé spécial, il n'était appelé à suivre le chemin difficile de la branchie. Nous avons vu, en effet, que la branchie n'était pas en série avec l'appareil circulatoire, mais en dérivation sur lui; il ne faut donc guère compter sur la propulsion cardiaque pour faire pénétrer le sang dans les branchies.

Ce mécanisme spécial est obtenu par les fibres musculaires qui parcourent la branchie. On conçoit aisément que, par leur contraction, ces muscles vident et les canaux longitudinaux, d'où appel de sang au système circulatoire, et les filets branchiaux, d'où renouvellement du sang dans la cavité étroite des filets. Ces mouvements musculaires sont plus ou moins réguliers. Parfois, la branchie se contracte brusquement en entier, comme pour renouveler complètement son contenu, d'autres fois ce ne sont que des contractions partielles qui assurent le mouvement du sang.

CONCLUSION

Nous avons, au cours des pages précédentes, fait connaître la disposition des principaux organes de *Gryphea angulata* et le rôle qui était dévolu à chacun. L'appareil génito-urinaire n'a pas fait l'objet de nos études; sa complication et les détails indispensables à sa compréhension méritent une étude spéciale que nous n'avons pas pu entreprendre ici.

Dans les premiers chapitres nous avons mis en lumière la formation du ligament aux dépens des cellules épithéliales sous-ligamentaires par cuticularisation de l'extrémité de ces cellules; la formation de la nacre et du périostracum par un procédé analogue, compliqué par les dépôts calcaires que le mucus palléal apporte dans ces régions. Nous avons montré de plus la disposition très particulière du périostracum chez les Ostréidés et son mode de sécrétion par des culs-de-sac glandulaires spéciaux distribués dans le fond d'un sillon marginal du manteau. Nous avons ensuite donné un aperçu de l'organisation nerveuse et musculaire de l'animal, signalant la présence d'un muscle pédieux en régression.

Au cours de notre étude sur l'appareil digestif, nous avons étudié la formation de la flèche tricuspide à partir des plateaux cuticulaires et d'une sécrétion spéciale des cellules épithéliales. Nous avons été amené à donner de cette formation une signification toute autre que celle qui lui est généralement attribuée. Nous avons également représenté le mode de formation de la tige cristalline, par une sécrétion spéciale des cellules épithéliales de tout le cæcum. Enfin, nous avons examiné la sécrétion de la glande digestive et expliqué le rôle des cellules de coin ou cellules de remplacement dans les acini.

Nous avons, en terminant, décrit rapidement l'appareil circulatoire, cœur, artères et veines et la constitution ainsi que le fonctionnement de la branchie.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	1
CHAPITRE PREMIER.	
<i>Le Manteau</i>	5
CHAPITRE II.	
<i>L'Épithélium sous-ligamentaire</i>	18
CHAPITRE III.	
<i>Le Bourrelet marginal du Manteau</i>	26
CHAPITRE IV.	
<i>Systèmes musculaires et nerveux.</i>	
Appareil musculaire.....	37
Appareil nerveux.....	41
CHAPITRE V.	
<i>Appareil digestif.</i>	
Palpes labiaux.....	45
Æsophage	52
CHAPITRE VI.	
<i>Appareil digestif (suite).</i>	
Estomac utriculaire	54
CHAPITRE VII.	
<i>Appareil digestif (fin).</i>	
Estomac tubulaire	65
Intestin	71
Glande digestive.....	72
CHAPITRE VIII.	
<i>Appareil sanguin.</i>	
Système circulatoire.....	76
Système respiratoire.....	83
CONCLUSION	89

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Les Mollusques parasites

La Segmentation chez les Mollusques

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 23 octobre 1925.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
M. MOLLIARD.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,
P. LAPIE.

